

TRANSACTIONS  
OF THE  
ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

VOL. XLV.—PART III.—(No. 27).

---

ON THE FOSSIL OSMUNDACEÆ.

PART I.

BY

R. KIDSTON, F.R.S. L. & E., F.G.S., AND D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A.

[PLATES I.-VI.]

EDINBURGH:

PUBLISHED BY ROBERT GRANT & SON, 107 PRINCES STREET,  
AND WILLIAMS & NORGATE, 14 HENRIETTA STREET, COVENT GARDEN, LONDON.

MDCCCXVII.

*Price Three Shillings and Threepence.*





XXVII.—On the Fossil Osmundaceæ. By R. Kidston, F.R.S. L. & E., F.G.S., Foreign Mem. K. Mineral. Gesell. zu St Petersburg; and D. T. Gwynne-Vaughan, M.A., Lecturer in Botany at Queen Margaret College, Glasgow University. (Plates I.–VI.)

(MS. received November 16, 1906. Read February 4, 1907. Issued separately July 5, 1907.)

## PART I.

The two new species of *Osmundites* described in this paper are based upon two fossils from the Jurassic rocks near Gore, Otago district, New Zealand. The one was discovered by Mr ROBERT DUNLOP, and the other by Mr ROBERT GIBB. Both specimens eventually came into the possession of Mr DUNLOP, who generously handed them over to the authors for investigation, with full permission to have them cut for microscopical examination, and to whom we take this opportunity of expressing our indebtedness.

### *Osmundites Dunlopi*, n.sp.

(Plates I., II., and III., figs. 1–16.)

The specimen is preserved in silica, and the plant appears to have suffered a certain amount of decay and attrition before it finally became embedded in the rock. The fossil was collected *in situ*, and impressions of the leaves of *Cladophelis denticulata*, Brongt. sp., were also found in the same bed. The specimen measured 9 cm. across its widest, and 6 cm. across its narrowest part, and contained a portion of the stem about 3 cm. long. The stem itself was to be seen in transverse section on both surfaces of the block; but the greater part of the fossil consisted of a very large number of overlapping leaf-bases packed closely round the axis (Pl. I., fig. 1). The stem itself is about 17 mm. in diameter, and its external limit is indicated by the letter  $\alpha$  in the figure. The outer region of the cortex is sclerotic, and stands out clearly even in surface view.

Fig. 2, Pl. I., is a photograph of a transverse section, and it shows that, while the sclerotic tissues are fairly well preserved, the thin-walled tissues had decayed before fossilisation, leaving spaces now filled with finely granular matter in which the cellular structure is only rarely indicated. In no case, however, do these spaces represent actual lacunæ, and it may be safely assumed that in life they were occupied by thin-walled tissues analogous to those present in the corresponding regions in the other species of the order.

The wide central pith is represented by a space that is surrounded by an almost continuous ring of xylem about 5 mm. in diameter (fig. 2, *xy.*), which in the fossil has become accidentally fractured at several points. Neither the inner cortex (fig. 2, *i.c.*) nor the peripheral tissues of the stele have been preserved, but they have left a space traversed by several of the departing leaf-traces. The outer region of the cortex (fig. 2, *o.c.*) was sclerotic, and at certain points, which appear as dark patches, it is still in sufficiently good condition to show that it consisted of narrow, thick-walled fibrous elements. The leaf-traces in this sclerotic region were surrounded by a sheath of parenchyma continuous with that of the inner cortex, but it has decayed away, and the leaf-traces appear to lie loosely in so many cavities in the sclerotic outer cortex. Some other smaller light-coloured spaces are also present in the outer cortex (fig. 2, *R.*), which represent roots cut across in various directions as they pass outwards.

The actual limit of the stem itself coincides with the periphery of the cortical sclerenchyma (fig. 2, *a.*), and this is surrounded by a thick coating of closely adpressed leaf-bases which may have been more or less conerescient in close proximity to the axis. In this region of the fossil, however, each leaf-base is distinguished by a special ring of dense sclerenchyma which is continuous below with the outer cortex of the stem. The space between the separate sclerotic rings is occupied by a large number of small sclerotic strands of irregular and varied form, scattered in a matrix of finely granular matter, to which attention will be presently directed.

At first sight the sclerotic rings of the leaf-bases appear to increase in size gradually towards without, at the same time becoming tangentially flattened and variously twisted and contorted. If, however, the coating of leaf-traces be more closely scrutinised as a whole, four more or less distinctly concentric zones (fig. 2, *sc. L.*) can be made out in which the sclerotic rings are especially ill-developed and small in size. These zones successively interrupt the regularity of the increase in size of the leaf-bases towards without, and no doubt they represent zones of scale-leaves with abortive laminæ similar to those occurring in certain of the modern *Osmundaceæ*.

#### DETAILED DESCRIPTION OF THE STEM.

The most important anatomical character of this species is the almost complete absence of leaf-gaps in the xylem ring of the stem. The fact is that most of the leaf-traces, if not all, depart without in any way interrupting the continuity of the xylem ring, so that the "medullary rays" characteristic of the Osmundaceous stele in general are almost or completely absent. The xylem ring is irregularly and rather deeply indented along both its margins (Pl. I., fig. 3), and before or during fossilisation it became crushed at some points and broken right across at others. Most of these breaks in the xylem ring are clearly due to accident, but it is just possible that some of them may have been occupied by thin-walled cells which decayed before fossilisation. Even if such medullary rays actually were present in the living plant, they must

have been extremely narrow and very rare. Figs. 3, Pl. I., and 4 and 5, Pl. II., illustrate the manner in which most of the leaf-traces, if not all, left the stele; and reference to the longitudinal sections (Pl. II., figs. 6-8) will make it clear that no medullary ray is caused by the departure of the xylem of the leaf-trace, and that the continuity of the deeper portion of the xylem ring is undisturbed. The xylem strand of the leaf-trace, when immediately outside the stele, appears to have a median adaxial group of protoxylem, but it is very indistinct, and once the xylem of the leaf-trace has joined on to that of the stem it can no longer be recognised with certainty. It is not accompanied by parenchyma as in the living *Osmundaceæ*, and must have died out almost at once.

The xylem ring consists of tracheides alone, without any admixture of parenchyma. It is on an average about six or seven elements thick, and the tracheides undergo a marked decrease in size towards without. As seen in transverse section (Pl. II., fig. 9), most of the tracheide walls have a curious speckled appearance, owing to the presence of certain small black masses in their substance: two or even three of these black marks may occur in the same wall. The same fact was noted by PENHALLOW in *Osmundites skidegatensis* (1), and he points out that it is also to be observed in *Osmunda* and *Todea*. The examination of the living genera shows at once that these markings are due to the presence of more than one vertical series of pits on the same wall of the tracheide. The solid unpitted parts of the wall between the several series of pits give rise to the marks seen in transverse section. In *Todea barbara*, *Osmunda cinnamomea*, etc., the small outer tracheides show typical scalariform markings, but in most of the larger ones the single series of pits on the vertical walls is replaced here and there by two or even three series (Pl. II., figs. 10-11). In *Osmundites Dunlopi* the pits seem to have been more or less oval, and in one of the leaf-traces which was cut obliquely the general suggestion is of porose pitting (Pl. II., fig. 12), but in the stem the tracheides are not sufficiently well preserved to make sure of the real nature of their marking. Unfortunately, the small fragment which was available for longitudinal sections was the worst preserved portion of the specimen, and the tracheides showed no markings whatever.

There is no trace of cell-structure left in the pith or in the region of the stele just outside the xylem. In one of the sections, however, the stele is surrounded at a short distance from the xylem ring by a circle of small black marks and dots which undoubtedly represents the endodermis, and consists of the remains of the more persistent parts of its walls. A similar endodermis also clearly outlines the leaf-traces as they pass through the destroyed inner cortex (Pl. II., fig. 13). In this region the leaf-trace is elliptic or at most slightly reniform in section, and its xylem strand has the same form with somewhat enlarged ends. The outline of the leaf-trace remains the same even in the sclerotic outer cortex, but its xylem strand becomes rather more curved, and a median adaxial group of protoxylem now becomes quite distinct.

## THE BASE OF THE PETIOLE.

Once the leaf-trace has passed into the petiole it increases rapidly in size and becomes much more curved, taking successively the form of a crescent, a semicircle (Pl. III., fig. 14), an arch, and finally of a horse-shoe with deeply incurved ends. The median protoxylem group becomes broader and more prominent as it passes out. Finally it divides into two, and then into several separate groups (Pl. III., fig. 15), twenty or more being present in the outermost leaf-bases. The phloem is nowhere preserved, and only in a few of the outer leaf-bases are any indications to be found of the thin-walled cells that occupied the space between the leaf-trace and the sclerotic ring of the petiole (Pl. III., fig. 14). A number of isolated strands of sclerenchyma occur in this tissue, scattered on all sides of the leaf-trace and also in its concavity (Pl. VI., fig. 3). They are very irregular in size and form, but two of them are very much larger than the rest and are constant in position. They lie in the two bays formed by the incurved ends of the leaf-trace, and in immediate contact with it. These strands are increasingly conspicuous in the outer leaf-bases (Pl. I., fig. 2, *scl.*).

In the actual living plant the sclerotic ring of each leaf-base was surrounded by thin-walled tissue, which was prolonged on either side of the petiole so as to form two stout and wide stipular wings. This tissue does not exist as such in the fossil, but is represented by the matrix that fills up the spaces between the sclerotic rings of the petioles. The stipules also contained a very large number of thick-walled fibrous elements, which were embedded in this parenchyma, and these still remain *in situ*. They occur for the most part as isolated fibres, but they are also grouped together to form so many strands of various shapes and sizes, which are scattered irregularly throughout the substance of the stipule (Pl. III., fig. 16). A general idea of the distribution of all this sclerenchyma may be obtained from Pl. VI., fig. 3, which is a diagrammatic reconstruction of a section of a leaf-base situated at some distance from the stem. Towards below the leaf-bases all appear to become concrescent by their parenchymatous stipules. The sclerotic strands of the stipules are already present even in this region, but those lying within the sclerotic ring of the petiole do not appear until further out.

The smaller leaf-bases that are supposed to represent scale-leaves do not differ from the rest in structure, except that the xylem of the leaf-trace is very poorly developed. It would seem, indeed, that only a very few tracheides in immediate contact with the protoxylem elements ever become fully differentiated, the rest of the metaxylem remaining permanently thin-walled. This actually proved to be the case in the scale-leaves of *Osmunda Claytoniana* and *O. cinnamomea*. A full-sized leaf-trace is laid down by the meristem of the leaf-rudiment, but their protoxylem elements alone appear to be sufficient to meet the diminished water-supply needed by the abortive leaf throughout its life, and except at the very base of the scale the metaxylem elements remain permanently unthickened and unligified. This metaxylem, therefore, provides an unusual and instructive example of an undoubted vestigial tissue. Further, it suggests

that the production of scale-leaves was initially due to certain adverse external conditions which so reduced the vegetative energy of the plant that certain of the leaf-rudiments were unable to attain their full development as foliage-leaves. That these abortive leaves have acquired protective and storage functions is a secondary and an incidental phenomenon.

#### THE ROOT.

Numerous roots run in all directions through the cortex of the stem and through the coating of leaf-bases (*r.* in Pl. I., fig. 2, and Pl. III., figs. 15–16). They bore their way through the stipular wings of the leaf-bases, but are unable to perforate the sclerotic rings. They arise upon the leaf-traces after the latter have become free from the stele of the stem—one from each margin of the leaf-trace (Pl. II., fig. 13, *r.*). No case was found in which the xylem of the root was directly inserted upon that of the stem. Their xylem strand was diarch in every case observed. The roots obtain a cortex of their own while passing through the outer cortex of the stem (*r.* in fig. 2, Pl. I.). At first it consists of a thin-walled inner and a sclerotic outer zone, but in the peripheral region of the fossil it appears to be all thin-walled.

#### *Osmundites Gibbiana*, n.sp.

Plate III., figs. 17–19, and Plate IV., fig. 20.

The single specimen of *Osmundites Gibbiana* that was found had the form of a small oval disc measuring 4.5 by 5 cm. in diameter and slightly under 2 cm. in thickness (Pl. III., fig. 17). It consisted of a portion of the stem of the plant surrounded by a thick coat of compacted leaf-bases. Before mineralisation took place, the softer tissues of the leaf-bases in the immediate neighbourhood of the stem had somewhat decayed, causing this part of the fossil to sink inwards and produce a shallow circular trough surrounding the stem, which projected from the centre of the fossil as shown in the figure. The specimen was found loose, but Mr DUNLOP, who was present when it was discovered, assures us that there can be no doubt that it came from the same bed as *Osmundites Dunlopi*. The stem itself is about 1.5–1.7 cm. in diameter, and its external limit lies about the point marked *a* in fig. 18, Pl. III. In close proximity to the stem the ensheathing leaf-bases are very tightly packed, but further out they become gradually larger and more distinct, the outermost of all being more or less triangular in section. The state of preservation is much the same as in *Osmundites Dunlopi*.

As seen in section, the axis of the stem is occupied by a fairly wide space representing the pith, which is surrounded by a ring of xylem still well preserved. The inner cortex and the peripheral tissues of the stele were greatly decayed before fossilisation, but the fibrous sclerotic elements of the broad outer cortex (*o.c.*, fig. 18, Pl. III.) were

97361/1



still in good condition. Numerous leaf-traces are seen traversing the cortex, and in the outer sclerotic region they are surrounded by rhomboidal areas formerly occupied by thin-walled tissue. Beyond the limit of the stem itself, each leaf-base is represented by its own sclerotic ring, and, as already described in *Osmundites Dunlopi*, the space between the rings was occupied in the living plant by the tissues of the more or less concrescent stipular wings of the leaf-bases. As represented by their sclerotic rings, the leaf-bases gradually increase in size towards without, with the exception of two more or less distinct concentric zones of especially small and ill-developed rings apparently belonging to scale-leaves (*sc. L.* in fig. 18, Pl. III.).

#### DETAILED DESCRIPTION OF THE STEM.

The xylem ring is irregularly oval in outline, possibly owing to compression. It is 2.5 by 4.5 mm. in diameter, and consists of about twenty distinctly separate strands. The strands vary much in form and size (Pl. III., fig. 19), and were separated from each other by tracts of thin-walled tissue corresponding to the "medullary rays" of the modern *Osmundaceæ*. In the fossil, however, this tissue has entirely disappeared. The different forms assumed by the xylem strands are dependent upon their relation to the departing leaf-traces and upon their proximity to the points at which they fuse with each other. The effect of these relations upon the form of the strands will be easiest understood by reference to Pl. VI., fig. 1, which is a diagrammatic plan of the xylem system of *Osmunda regalis*.

It is perfectly clear that the xylem system of the fossil constitutes a precisely similar network, the gaps in which are caused by the departure of xylem to the leaf-traces and give rise to the so-called medullary rays. Referring to the diagram, it is seen that when the leaf-trace xylem enters the stele of the stem its ends join on to the backs of two adjacent strands of the xylem ring. A single strand is thus produced, which, seen in section, is shaped like an arch. The concavity of the arch is at first continuous with the pith, and the protoxylem strand of the leaf-trace is continued downwards in the median region of its inner surface (Pl. III., fig. 19, *xy.*<sup>1</sup>). If this strand is followed down the stem, the two sides of the arch gradually approach each other until they meet and fuse by their inner ends. A small island of parenchyma is thus enclosed within the concavity of the arch surrounding the protoxylem, which may now be regarded as mesarch. As it passes downward, the island of parenchyma gradually becomes smaller until it disappears altogether. The xylem strand is now solid, with a mesarch protoxylem (Pl. III., fig. 19, *xy.*<sup>2</sup>), which, however, below this point rapidly becomes unrecognisable. Concurrently with these changes an indentation appears on the outside of the xylem strand, which progresses inwards until the strand is divided into two. Subsequently the entrance of other leaf-traces joins up these strands with those lying next to them in the xylem ring (Pl. III., fig. 19, *l.t.*<sup>1</sup>), and the same series of changes are again repeated.



The xylem itself is not so well preserved as in *Osmundites Dunlopi*, but on the broader walls of the tracheides dark marks are to be seen which indicate the presence of more than one vertical series of pits. In this species the tracheides are about the same size on the outside of the xylem ring as they are on the inside. There is no parenchyma among the tracheides of the xylem, apart from that surrounding the protoxylem elements.

Although the peripheral tissues of the stele are very much disorganised, distinct indications of the larger sieve-tubes are still to be made out on the outside of the xylem ring (Pl. III., fig. 19, *S.T.*). They occur as wedge-like groups projecting shortly into the medullary rays, and they also form a row on the outside of most of the xylem strands. The outer limit of the stele is clearly defined by the remains of an indubitable endodermis (Pl. III., fig. 19, *en.*), but the structure of the medullary tissue on the inside of the xylem ring is no longer recognisable.

In the inner cortex, just outside the stele, the leaf-traces are elliptic or slightly reniform in section, and their xylem strands are of the same form, with a single median adaxial protoxylem (Pl. III., fig. 11, *l.t.*<sup>2</sup>). The leaf-trace as a whole is clearly delimited by the remains of an endodermis, and there are indications of a row of sieve-tubes on the abaxial side of the xylem. The leaf-trace itself retains the same form until it has passed through the sclerotic outer cortex of the stem, but its xylem strand becomes more distinctly curved.

#### STRUCTURE OF THE LEAF-BASE.

Passing out towards the periphery of the fossil, the leaf-trace undergoes the same series of changes as in *Osmundites Dunlopi*, until in the outermost leaf-bases it has the form of a horse-shoe with deeply inrolled ends. The xylem strand is thin, and so badly preserved that the protoxylem groups are not to be distinguished (Pl. IV., fig. 20, *lt. xy.*). It is usually surrounded by a sheath of crushed elements in which no distinct tissues can be recognised. The thin-walled elements lying between the leaf-trace and the sclerotic ring of the petiole have left no remains; but several small strands of sclerenchyma are present which are still preserved. They occur on all sides of the leaf-trace and also in its concavity, but the two especially conspicuous strands lying in the bays formed by the incurved ends of the leaf-trace in *Osmundites Dunlopi* are wanting in this species. The leaf-base possessed the same stipular wings as in *O. Dunlopi*, but they are not so thick, and the sclerotic strands they contain are not irregularly scattered, but are arranged in a single series in each wing of the stipule (Pl. IV., fig. 20, *sc. st.*). This is best seen in Pl. VI., fig. 4, which is a diagrammatic restoration of one of the outer leaf-bases. The largest of these strands is nearest the sclerotic ring of the petiole, to which it is often more or less attached, and they gradually decrease in size towards the thin edge of the stipule. The larger strands are distinctly oblong in form, with the long axis at right angles to the surface. The stipular wings were probably more or less



concretescent in close proximity to the stem, as in the modern *Osmundaceæ*. As in *Osmundites Dunlopi*, the xylem strands of the small leaf-bases supposed to belong to scale-leaves were very badly preserved, and it seems probable that those elements only of the metaxylem which were in immediate contact with the protoxylem groups were ever fully differentiated (Pl. IV., fig. 20, *Sc.L.*).

#### THE ROOTS.

The root steles in this species are very small and delicate, with a diarch xylem strand of very few elements. They arise from the margins of the leaf-traces as they pass through the inner cortex of the stem; apparently not in pairs, but one from each leaf-trace. The root does not obtain a cortex of its own in its passage through the stem, and those that occur in the coating of leaf-bases are so badly preserved that nothing can be made out in them except that they seem to have had no cortical sclerenchyma at all.

#### AFFINITIES.

The two fossil stems just described agree so exactly in all essential characters with the stems of the modern *Osmundaceæ* that we have no hesitation in including them in this order. Again, they differ from each other so much in detail, they undoubtedly represent two distinct species. On the other hand, it is a very difficult matter to decide whether they belong to the same genus or not, and, in any case, whether they may be identified either with the modern genus *Osmunda* or with *Todea*. In the first place, a careful examination of the stocks of the living representatives of the order only provided a single morphological criterion whereby any given Osmundaceous stock may be definitely assigned to one or the other of the two genera. This distinction is the presence of a transverse commissure formed by the fusion of the upper part of the stipular wings across the adaxial side of the petiole in the Todeas (*T. barbara*, *T. superba*, *T. hymenophylloides*, and *T. Frazeri*), which appears to be entirely absent in the Osmundas (*O. regalis*, *O. Javanica*, *O. cinnamomea*, *O. Claytoniana*). Unfortunately, this does not help us at all with the fossils, because the preservation is not good enough to determine whether a transverse commissure was present or not in either of them.

The only thing to be done, therefore, is to obtain some convenient and reliable anatomical characters which will serve to distinguish between the several living species of the whole order, considered separately and without respect to the genera to which they belong, and then to apply these to the fossils. Such distinctive characters proved, however, to be very difficult to discover; in fact, we have been reduced to the selection of the sclerenchyma in the base of the petiole. The arrangement of the sclerotic tissues in most Ferns is admittedly a variable and insecure feature for such a purpose, but it was found that in the *Osmundaceæ* the various sclerotic strands that occur in the base

of the fully developed petiole are distributed in a manner characteristic of, and practically constant in, each species examined. At the same time, it varies sufficiently from one species to another to render it suitable for the purpose of comparison. The diagrams given in the figs. 6-12, Pl. VI., indicate the arrangement of the sclerenchyma as seen in a section taken about half-way up the stipular region of the petiole in the various living species examined. On comparing them with the fossils, it is seen at once that the leaf-base of *Osmundites Dunlopi* (fig. 3, Pl. VI.) comes very near that of *Todea barbara* (fig. 7, Pl. VI.); while *Osmundites Gibbiana* (fig. 4, Pl. VI.) (although in some respects unique) approaches nearest to *Osmunda regalis* and *O. Javanica* (Pl. VI., figs. 6 and 8.).

While referring to these diagrams, it should also be mentioned that the two American species, *Osmunda cinnamomea* (Pl. VI., fig. 11) and *O. Claytoniana* (Pl. VII., fig. 12) distinguish themselves from all the rest by the fact that their sclerotic ring is not homogeneous, but masses of specially dense and thick-walled elements occur at certain well-defined points in it.

In the stem itself the most important anatomical character that shows any considerable variation in the living species (apart from *Osmunda cinnamomea*) is the extent of the interruption in the continuity of the xylem ring caused by the departure of the leaf-traces. *Osmunda regalis* may be taken to represent one extreme of this variation, in which the xylem ring is broken up into so many distinctly separate strands which are quite free from one another, at any rate over part of their course (Pl. VI., fig. 1). The other extreme is represented by *Todea barbara* and *T. superba*, in which the strands are fused with each other and with the xylem of the leaf-traces, so as to form continuous bands often of considerable extent (Pl. VI., fig. 2). As regards the two fossil species, *Osmundites Dunlopi*, with a practically continuous xylem ring, clearly points in the direction of *Todea barbara*, while *Osmundites Gibbiana* points in the direction of *Osmunda regalis*. So far as our own data permit us to judge, it appears that among the living *Osmundaceæ*, *Todea barbara* shows most resemblance to *Osmundites Dunlopi*, and *Osmunda regalis* to *Osmundites Gibbiana*. Nevertheless, it does not follow that the two fossils actually belong to these two genera, and, until their spore-bearing leaves are also known, it is advisable that both should remain in the comprehensive fossil genus *Osmundites*. The question now to be considered is whether our fossils are identical with any of the three other previously described species of the genus. The first of these was found in the year 1847 by PETTKO (2) in Tertiary quartz in Hungary, and was described by him in 1850 under the name of *Tubiccaulis*. It was again briefly described by UNGER (3) in 1854, who correctly named it *Osmundites schemnicensis*. In 1870, *Osmundites Doukeri* was obtained by CARRUTHERS (4) from the Lower Eocene of Herne Bay, and in 1902 PENHALLOW (5) described *Osmundites skidegatensis* from the Lower Cretaceous in Canada. SEWARD and FORD (6) also refer to a section of an unnamed *Osmundites* preserved in the collection of the botanical department of the British Museum, and labelled "New Zealand." Through

TRANS. ROY. SOC. EDIN., VOL. XLV. PART III. (NO. 27).

the kindness of Dr Rendle, we have been able to examine this specimen, and we find that it is identical with *Osmundites Dunlopi*. The xylem ring of the stele is poorly preserved, and is much more crushed and broken up than in our specimen, many of the pieces being pushed out of alignment with the rest of the ring; nevertheless, we are satisfied that most, if not all, the gaps that occur in it are really true fractures and not medullary rays. In all other respects it corresponds exactly with our specimen, especially in the distribution of the sclerenchyma in the stipules, which are here clearly delimited from each other by brown lines. Seven zones of scale-leaves are visible in the coating of leaf-bases, and, as in our specimen, their xylem strands are very poorly developed. Another fossil stem with structure preserved has been referred by SOLMS LAUBACH to *Osmundites* (*Fossil Botany*, p. 172). It was found loose in the alluvium of the lower course of the Lena, in Siberia, and has not yet been fully described.

So far as our fossils are concerned, *Osmundites skidegatensis* may at once be removed from the comparison, for its structure is so unique and extraordinary that it will have to be dealt with apart and in some detail later on. Both *Osmundites Dowkeri* and *O. schemnicensis* clearly belong to the type of xylem ring represented by *Osmunda regalis* and *Osmundites Gibbiana*, and therefore *Osmundites Dunlopi* stands alone, and is undoubtedly a distinct and a new species.

Through the courtesy of Dr A. SMITH WOODWARD, F.R.S., we have been able to examine a section of CARRUTHERS' specimen of *Osmundites Dowkeri*, and, as will be presently shown, so many points of difference are to be found between it and *O. Gibbiana* that they must clearly be held to represent two separate species. As regards *Osmundites schemnicensis*, the descriptions given by PETTKO and UNGER are not detailed enough for an accurate comparison; but, so far as may be judged from their figures, it appears to be distinct from *O. Gibbiana*, while it is very near to, possibly even identical with, *O. Dowkeri*.

### *Osmundites Dowkeri*, Carruthers.

(Plate IV., fig. 21.)

1870. *Osmundites Dowkeri*, Carr., *Quart. Jour. Geol. Soc. Lond.*, vol. xxvi. p. 349, pl. xxiv. figs. 1-3, and pl. xxv. figs. 1-4.

A strong dissimilarity in general appearance is at once apparent between *Osmundites Gibbiana* and *O. Dowkeri*, if fig. 18, Pl. IV., be compared with fig. 21, Pl. IV., which is a photograph of a section of the latter. The numerous differences in detail which also exist will now be pointed out. Unfortunately, from our point of view, CARRUTHERS' specimen had been attacked by the mycelium of a fungus which had wrought so great destruction among the tissues, before fossilisation set in, that accurate interpretation of their original structure is rendered somewhat difficult. The delicate septate hyphæ of the fungus are most beautifully preserved, and at certain points they seem to have

formed numbers of small, oval, dark-coloured spores. The stele of *Osmundites Dowkeri* in all essentials closely resembles that of *O. Gibbiana*. There are about thirty separate strands in the xylem ring, and many of the tracheides have more than one vertical series of pits on their broader walls. The phloem is too badly preserved to show whether there was a porose layer or not. The pith is still intact and fairly well preserved (Pl. IV., fig. 21, *P.*). It consisted of rather thick-walled parenchymatous cells with conspicuous coarse, irregular reticulate markings on their walls. The elements at the periphery of the pith are smaller and more sclerotic than the rest, and some of the central cells appear to be thin-walled, but this may be an accident of preservation. A marked feature of *Osmundites Dowkeri* is the strong curve taken up by the xylem of the leaf-trace almost immediately it has left the stele (Pl. IV., fig. 21). In *O. Gibbiana* the curve is only very slight until the leaf-trace has left the cortex of the stem. The coating of leaf-bases is well preserved in *Osmundites Dowkeri*; even the parenchymatous tissues of the stipules are still present. Towards the periphery of the section the limits between the separate stipules are clearly marked out by brown lines, although in close proximity to the axis they are all concrescent. The diagram text fig. 5 represents a restoration of a section of the leaf-base of *Osmundites Dowkeri*, showing the distribution of the sclerenchyma, and it is altogether distinct from that of *O. Gibbiana* (Pl. VI., fig. 4). The stipule as a whole is much thicker in proportion to its length, and, in particular, the single series of oblong sclerotic strands in the wing of *Osmundites Gibbiana* are here replaced by a number of more or less rounded strands scattered irregularly and at different levels in the thickness of the stipule. In both species isolated strands of sclerenchyma occur within the sclerotic ring, but the stout band of sclerenchyma that lies in contact with the concave surface of the leaf-trace in *Osmundites Dowkeri* was not to be found in *O. Gibbiana*.

#### THE ROOT.

The roots arise one at a time, or possibly sometimes in pairs, at the angles of the leaf-gap, before the leaf-trace is yet free from the stele of the stem. The xylem strand is always diarch, and the root obtains a cortex of its own while passing through the outer cortex of the stem. The outer zone of this cortex is at first heavily sclerotic, but as the root passes outward it becomes all more or less thin-walled. The number of roots that occur among the leaf-bases is very large, and they differ considerably in size and structure. The smallest roots are exceedingly delicate, with a very small stele. The endodermis consists of some six to nine rather flattened cells, and these are surrounded by the same number of especially large cortical cells filled with some finely granular matter. There is no reason, however, to believe that these smaller roots belong to some other plant. They are very probably branches borne by the larger main roots; indeed, one case of branching was actually observed. Moreover, excellent examples of branching roots within the coating of leaf-bases are provided by *Osmunda Claytoniana*.

and *O. cinnamomea*. In these plants the young roots that arise near the growing point of the stem are not able to bore their way straight out through the coating of leaf-bases. The older leaf-bases near the outside appear to be too tough for them to penetrate. So they eventually turn upwards and become flattened out between the closely packed leaf-bases. At the same time they branch copiously in a distichous manner. Many of these roots never reach the soil until the old leaf-bases lying outside them rot away. Some of them, however, may do so by growing on upwards until they have over-topped the coating of leaf-bases.

### *Osmundites skidegatensis*, Penhallow.

Plate IV., figs. 22, 23, and Plate V., figs. 24-28.

1902. *Osmundites skidegatensis*, Penhallow, *Trans. Roy. Soc. Canada*, ser. 2, vol. viii. p. 3, pls. i.-iv., figs. 1-8.

1902. *Osmundites skidegatensis*, Penhallow, *ibid.* p. 32, pls. vii.-xi.

Our attention was first drawn to the remarkable structure of this plant by the inspection of the admirable photographs given by Professor PENHALLOW in his original description of the species, and on communicating with him he at once most generously presented us with a transverse section of his fossil. A photograph of this section is shown on Pl. IV, fig. 22. The section includes but little more of the stem than the stele itself, and since this alone measures as much as 2.4 cm. in diameter, it follows that the whole stock, with its coating of leaf-bases, must have been very much larger than that of any known member of the *Osmundaceæ*. The structure of this plant has such an important bearing upon the discussion of the vascular morphology of the order that it is necessary, even at the risk of some repetition, to deal with it here in full detail, in order that a proper appreciation of its relation to the other species may be attained.

#### STRUCTURE OF THE STEM.

The xylem ring of the stele contains about fifty very distinctly separate strands, and, so far as the relation of these strands to one another and to the entering leaf-traces is concerned, it clearly belongs to the type represented by *Osmunda regalis*. The xylem ring surrounds a very wide pith (Pl. IV., figs. 22 and 23, *P.*), which consists partly of thin-walled and partly of thick-walled sclerotic cells. The latter occur in scattered groups of various forms and sizes. The most startling point in its anatomy, however, is the fact that the departure of each leaf-trace interrupts the continuity of the whole vascular ring. Not only is there a gap left in the xylem ring, but also in the phloem, and through this gap the tissue of the pith becomes perfectly continuous with that of the cortex in the axil of the leaf-trace (Pl. IV., fig. 22, *b.*, fig. 23, *lg.*, and Pl. V., fig. 25). But this is not all, for the inner margin of the xylem is surrounded by a ring of internal phloem (Pl. IV., fig. 23, *int. ph.*, and Pl. V., figs. 24, and 27, *int. ph.*), and at the



departure of each leaf-trace this internal phloem becomes continuous with the external phloem along both sides of the leaf-gap (Pl. V., figs. 24, 25, and 26, *l.g. ph.*). The external phloem presents the same peculiarities as that in the modern *Osmundaceæ*. The sieve-tubes of the metaphloem are plentiful and large, and they are separated from the tracheides of the xylem by a broad stratum of parenchyma four to five cells thick (Pl. V., figs. 25 and 26, *par.*). There is no true protophloem, but the metaphloem is immediately followed towards without by eight to ten layers of cells strongly elongated in a tangential direction (Pl. V., figs. 25 and 26, *p.l.*). Their walls sometimes show clear indications of a pitted or sieve-plate marking, and beyond doubt they correspond to the porose layers first mentioned by ZENETTI (7) in the living *Osmundaceæ*. The more peripheral elements of this porose zone are narrower and less tangentially elongated than the rest, and they may perhaps be counted as a normal pericycle. No layer resembling an endodermis can be distinguished in the fossil, and, as stated by PENHALLOW, it is practically impossible to set a definite limit to the stele.

The internal phloem consists of metaphloem alone (Pl. V., fig. 27, *int. ph.*), and as before the sieve-tubes are separated from the inner margin of the xylem by about five layers of parenchyma (Pl. V., fig. 27, *par.*). The porose cells are entirely absent on the inside of the xylem ring, nor are there any tissues present that can be identified with a pericycle or an endodermis.

The internal and external metaphloems are connected above the point of departure of each leaf-trace by two bands of sieve-tubes extending along the two sides of the leaf-gap (Pl. V., figs. 24, 25, and 26, *l.g. ph.*). These sieve-tubes are, as elsewhere, separated from the xylem by about five layers of parenchyma (Pl. V., figs. 25 and 26, *par.*). The median region of the leaf-gap is occupied by a large mass of starch-bearing sclerenchyma, which extends inwards directly into the pith and outwards into the cortex in the axil of the leaf-trace (Pl. V., figs. 24-26, *l.g. sc.*). Above the leaf-departure the porose layers very soon extend again across the leaf-gap so as to close it up on the outside (Pl. V., fig. 26, *p.l.*). The sclerenchyma in the middle of the leaf-gap is separated from the two bands of sieve-tubes that line the sides by about four layers of thin-walled parenchyma (Pl. V., fig. 25, *par.*<sup>2</sup>). As the leaf-gap becomes narrower towards above (*cf.* the diagram of *Osmunda regalis*, Plate VI., fig. 1), the sclerenchyma gradually diminishes in quantity until at length the two lateral bands of phloem come into contact in the median region of the gap (Pl. V., fig. 24, *lg.*<sup>1</sup> and *lg.*<sup>2</sup>). Still higher up, the two xylem strands themselves fuse together to form a single one. The fusion is at first only partial, beginning in their more central regions, so that the single strand thus formed has a deep groove on its external surface that is still filled by the remains of the median connecting band of phloem (Pl. IV., fig. 23, *xy.*<sup>1</sup> and *xy.*<sup>2</sup>).

In order to complete the description of the stele, it is necessary, first of all, to give an account of the structure of the leaf-trace, and then to deal with the disposition of the tissues in the regions lying below the leaf-gap after their entry with the leaf-trace. The leaf-trace itself is very large, and it is already strongly curved, even while still in

the parenchymatous inner cortex of the stem (Pl. IV., fig. 23, *lt.*<sup>1</sup>). The concavity of the curve is entirely occupied by a mass of dark sclerenchyma. The leaf-trace is completely surrounded by phloem, which is separated from the xylem strand by about four or five layers of parenchyma (Pl. V., fig. 28). A true and perfectly distinct protophloem is present on the abaxial side of the trace, lying on the outside of the clearly centripetal metaphloem. The protophloem elements are particularly conspicuous at two points: one on each side of the back of the leaf-trace (Pl. V., fig. 28, *pr.ph.*). This rather curious arrangement is also present in the leaf-traces of the modern *Osmundaceæ*. In the young leaf-rudiment, it is at these points also that the protophloem is first differentiated; and further, when mucilage sacs are present in the pericycle of the leaf-trace, these are the only points on the abaxial side of the leaf-trace where they occur. To return to the fossil, there is no protophloem at all on the abaxial side of the leaf-trace, but the metaphloem is continued round the ends of the xylem by a layer of fairly large sieve-tubes that extends across the whole concave surface (Pl. V., fig. 28, *ad. ph.*). These sieve-tubes are separated from the sclerenchyma in the concavity of the trace by about three layers of thin-walled cells, which may be regarded as pericycle (Pl. V., fig. 28, *par.*<sup>2</sup>), but no endodermal layer can be made out on any side of the trace.

When the leaf-trace enters the stele, the ends of its curved xylem strand fuse with the outer surfaces of two adjacent xylem strands of the stele, so as to form a wide and a very deep arch (Pl. IV., fig. 23, *lt.*<sup>3</sup>). The metaphloem in the concavity of the leaf-trace joins on to that lining the sides of the leaf-gap above, and the median region of the arch is occupied by sclerenchyma continuous with that in the leaf-gap above and with that in the concavity of the leaf-trace (*cf.* text fig. 1). Towards below the inner ends of the xylem arch gradually approach each other (Pl. IV., fig. 23, *lt.*<sup>4</sup>), but before they actually fuse all the phloem lining the concavity of the arch has disappeared. After the fusion, therefore, the xylem strand includes only an island or pocket of sclerenchyma, separated on all sides from the tracheides by several layers of thin-walled parenchyma (Pl. V., fig. 24, *l.g. sc.*). This sclerenchyma is, of course, continuous above with that in the axil of the leaf-trace, but it dies out rapidly towards below, leaving a pocket of parenchyma only (Pl. IV., fig. 23, *xy.*<sup>1</sup> and *xy.*<sup>2</sup>; *cf.* text fig. 1). This in turn eventually disappears, leaving a comparatively narrow strand of solid xylem, with a mesarch group of protoxylem elements near its external periphery (Pl. IV., fig. 23, *xy.*<sup>3</sup>), which may be traced upwards into the endarch protoxylem of the leaf-trace, but when traced downwards finally disappears.

Reference must now be made to a very disconcerting phenomenon that occurs in our section of the fossil—to wit, the presence of a certain amount of internal vascular tissue lying in the pith near to one side of the stele, and just within the normal vascular ring (Pl. IV., figs. 22 and 23, *int. str.*). It consists of about seven radially elongated strands of xylem, lying close together and more or less parallel to one another. The more central ends of these xylem strands are surrounded by phloem similar in structure to that in the corresponding position at the inner margin of the normal xylem ring.



This phloem also projects into the spaces separating the internal xylem strands, and in two cases the adjacent strands were further separated by a broad tract of sclerenchyma (Pl. IV., fig. 23, *sc.*). It was not possible to make out definite protoxylem elements

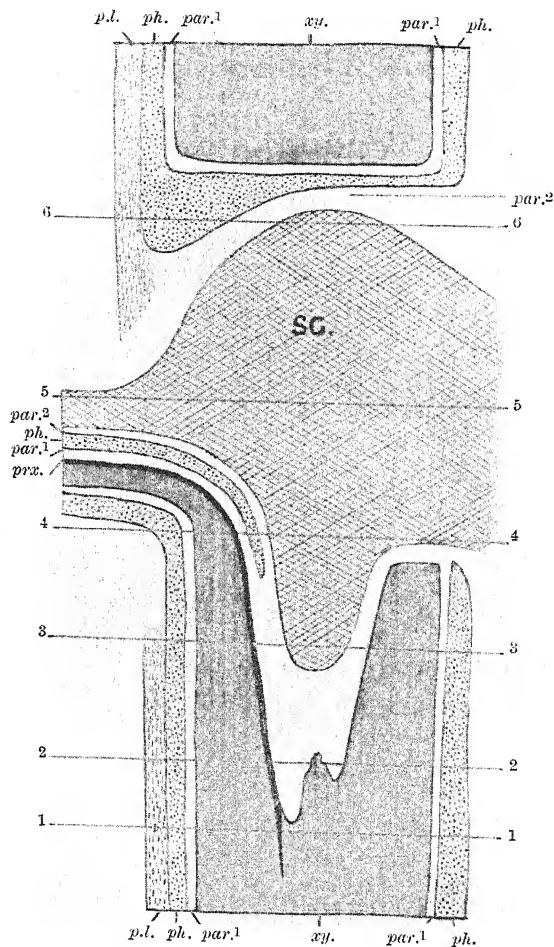


FIG. 1.—Diagrammatic representation of a longitudinal section through the median region of a departing leaf-trace of *Osmundites skidegatensis*. The xylem (*xy.*) is evenly shaded; the protoxylem (*prx.*) is dead black; the metaphloem (*ph.*) is dotted; the porose layers (*p.l.*) are shaded with short lines; the sclerenchyma (*sc.*) is cross-hatched, and the parenchyma (*par.*<sup>1</sup> and *par.*<sup>2</sup>) is left unshaded.

A transverse section taken at the level 1-1 corresponds to the xylem strand *xy.*<sup>4</sup> in fig. 23, Pl. IV.; at the level 2-2 to the strand *xy.*<sup>2</sup> in fig. 23, Pl. IV.; at the level 3-3 to the strand marked *lg. sc.*<sup>1</sup> in fig. 24, Pl. V.; at the level 4-4 to the departing leaf-trace *lt.*<sup>3</sup> in fig. 23, Pl. IV.; at the level 5-5 to the leaf-gap *lg.* in fig. 23, Pl. IV.; and at the level 6-6 to the leaf-gap marked *lg. sc.* in fig. 24, Pl. V.

in the strands, but in one of them there was a group of small tracheides near its outer end which possibly represents protoxylem.

These internal vascular strands have to be accepted as actually present in the living plant, for the continuity of their elements with those of the pith is too perfect for their occurrence to be accidental, or for them to be due to the displacement of a broken-off portion of the normal ring which has slipped down from above, as, at first sight, seemed to be the obvious explanation. At the same time, a letter which we have received from Professor PENHALLOW informs us that this internal vascular tissue is not to be found

in a section taken about 5 mm. above the one we possess, nor in another taken about the same distance below. In face of these facts, we are only able to regard it as an unaccountable anomaly.

The thin-walled inner cortex of the stem is beautifully preserved, and is surrounded by a comparatively narrow sclerotic outer cortex (Pl. IV., figs. 22 and 23, *i.c.* and *o.c.*), but the fossil only includes a very small portion of the coating of leaf-bases. Each petiole has a sclerotic ring of its own, and a few isolated strands of sclerenchyma are scattered in the parenchyma lying between it and the leaf-trace. The concave surface of the latter is also bordered by a broad zone of the same sclerotic tissue (Pl. IV., fig. 23, *lt.*<sup>1</sup>). The leaf-bases certainly possessed parenchymatous stipular wings, but even the outermost is cut too near the stem to show the arrangement of the stipular sclerenchyma—if, indeed, they contained any at all.

#### THE ROOT.

The roots arise directly upon the xylem of the stem, just below the angles of the leaf-gaps. The xylem strand of the root appears to run downwards within the phloem for some distance before it becomes free from the stele of the stem. The xylem of the root is at first rounded in section, and without definite protoxylem elements, but further out it becomes elliptic and diarch. The root obtains a cortex of its own before it has left the tissues of the stem. It consists of two zones, an inner cortex of thin-walled cells and a broad sclerotic outer cortex.

#### THEORETICAL CONSIDERATIONS.

According to JEFFREY (8) and FAULL (9), the *Osmundaceæ* present a series of reduced structures, so far, at least, as their vascular systems are concerned. This opinion is based upon an attempt to explain the presence of the internal phloem and endodermis discovered by FAULL at the inner margin of the xylem ring of *Osmunda cinnamomea*. The vascular system of this plant is supposed by these authors to have degenerated from a dictyostelic cylinder, the leaf-gaps in which have been reduced to the so-called medullary rays. In *Osmunda cinnamomea*, the internal phloem and endodermis of the confluent meristemes is still retained at any rate in the neighbourhood of the branchings. In the other species of the order, the reduction has gone so far that these tissues have entirely disappeared; except, perhaps, in *Todea hymenophylloides*, where, according to SEWARD and FORD (*l.c.*, p. 249), indications of the internal endodermis are still occasionally to be found. This theory has met with strong opposition from subsequent writers, BOODLE (10), SEWARD and FORD (*l.c.*, p. 255), and CHANDLER (11), who base their objections chiefly upon the absence of confirmatory evidence in the stem of the young plant. We entirely agree with their criticisms, and prefer to regard the *Osmundaceæ* type of vascular system as directly derived from a primitive

stele possessing a true pith, surrounded by a stout and perfectly continuous ring of xylem. The leaf-traces departed from this stele in a protostelic manner, *i.e.* without leaving any depression or gap into which the external tissues could subside. Further, it is possible to regard this stele as derived in turn from a still more primitive protostele with a solid central mass of xylem.

The evidence provided by the fossil *Osmundaceæ*, so far as it goes, may be taken as distinctly in favour of this point of view. For the requisite perfect continuity of the xylem ring is almost, or, as we believe, actually, realised in *Osmundites Dunlopi*, one of the oldest representatives of the order as yet recognised.\* This theory is also in full agreement with the ontogenetic evidence. For in several species it has been shown that a continuous ring of xylem is maintained for some distance upwards in the stem of the young plant (*Todea hymenophylloides*, SEWARD and FORD, *l.c.*, p. 241; *T. Frazeri*, CHANDLER, *l.c.*, p. 398; *Osmunda Claytoniana* and *O. cinnamomea*, FAULL, *l.c.*, p. 387). Indeed, the leaf-trace occasionally departs in a protostelic manner, even in the mature stem of *Todea barbara* and *T. hymenophylloides*, as we have ourselves observed; and, judging from the description given by SEWARD and FORD (*cf.* fig. 29, *l.c.*), the same holds good also in *Todea superba*.

It should be noted here that both JEFFREY's view and our own are opposed to the idea accepted by DE BARY (12), that the vascular system of the *Osmundaceæ* is merely a sympodium formed by the lower ends of the leaf-traces. On the contrary, as already pointed out by LACHMANN (13) and by ZENETTI, the xylem strands undoubtedly constitute a cauline network proper to the stem itself.

Although protesting against the application of a theory of reduction to the order as a whole, we do not, of course, reject, *a priori*, the possibility of its occurrence in any one particular species. In fact, each case must be considered on its own merits, and it is obvious that the structure exhibited by *Osmundites skidegatensis* will have an important bearing upon the discussion. This plant at first sight appears to provide something very like the dictyostelic ancestor postulated by JEFFREY's theory, and it certainly establishes the fact that the *Osmundaceæ* in the past have reached a far higher degree in complexity than is represented by any of the living species.

In face of this, the possibility that some of the existing species—*Osmunda cinnamomea*, for instance—are reduced can no longer be summarily rejected even by those who are unwilling to apply a theory of reduction to the order as a whole. While admitting this, we venture at the same time to advance an alternative view. In the first place, we would suggest that the type of dictyostely exhibited by *Osmundites skidegatensis* may have been attained by a "cladosiphonic" and not by a "phyllosiphonic" method. That is to say, the internal phloem may have originated by the subsidence of the external phloem into the pith through gaps in the stele produced by the branching of the stem, and not through the gaps due to the departure of the leaf-traces—as

\* Since this paragraph was written we have obtained a fossil Osmundaceous stem which indisputably shows a perfectly unbroken ring of xylem.

appears to have been the case in most of the other Pteridophyte dictyosteles and solenosteles.

This idea leads us to regard *Osmunda cinnamomea* as illustrating one of the simpler stages in an ascending series of cladosiphonic structures that have culminated in the complexity of *Osmundites skidegatensis*, and certain points in the anatomy of the former plant seem distinctly in favour of this view. For instance, the internal phloem does not occur in all regions of the stem, but is more or less closely confined to the neighbourhood of the points of branching. Even at these points it is sometimes wanting, as in those cases when the stele branches by a simple median constriction without forming a gap in the xylem ring. Indeed, it seems that it is never present under such conditions; but existing observations on this point are not conclusive. Again, whenever the internal phloem actually is present it is invariably continuous with the external phloem through a gap caused by the branching of the stele; and further, the amount of internal phloem present is closely related to the extent of the opening in the stele. The significance of these facts is accentuated by the phenomena that we observed in a case of branching in *Todea barbara*. Here the xylem ring of the stele opened up in the sinus between the two branches, and the external phloem subsided through the gap for a considerable distance into the medulla of the main axis below the branching. It should be mentioned that in this case neither the porose layer nor the endodermis was decurrent. It is possible, however, that further developments on this line might be met with if other cases of branching could be obtained.

If it were once conceded that the internal phloem obtained admission in this cladosiphonic manner, it is easy to conceive of the subsequent changes that would result in the structure of *Osmundites skidegatensis*. Concurrently with the distension of the stele and the widening of the leaf-gaps incidental to the departure of such large leaf-traces as are possessed by this plant, the phloem would tend to project more and more deeply into the medullary rays both from the inside and from the outside. In fact, according to JEFFREY and FAULL it is already beginning to do so in *Osmunda cinnamomea*. Then the internal and external phloems would meet so as to form a phloem ray, and later the central ground-tissue would project into the median region of this phloem, separating it into two layers lining the sides of the leaf-gap. The two strips of parenchyma lying between these layers of phloem and the xylem now represent all that is left of the original medullary ray tissue. A still further outward extension of the internal ground-tissue would cause the complete disruption of the peripheral tissues of the stele at the level of the departing leaf-trace (*cf.* text fig. 1), and the structure of *Osmundites skidegatensis* would now be attained. Regarded in this light, the continuity of the internal ground-tissue with the external is a secondary and not a primary phenomenon.

The fact that an internal endodermis is always present in *Osmunda cinnamomea*, even in those parts of the stem where no phloem is to be found, may possibly be advanced as an objection to this theory. However, there is, in the first place, no necessity whatever to assume that the internal endodermis actually originated in

continuity with the outer. It is quite probable that the medullary endodermis was already present before ever the stele opened at a branch-gap. In fact, SEWARD and FORD's discovery of an occasional internal endodermis in *Todea hymenophylloides* (l.c., p. 249) that never comes into contact with the external endodermis seems to give support to this view. If, on the other hand, we assume that the two endodermes are really homologous, it is true that initially the phloem must have found its way into the medulla before the endodermis; but it by no means follows that the two tissues should subsequently keep pace with each other in their downward extension. The endodermis may have outstripped the phloem.

However it may eventually be settled, the whole question discussed above provides an instructive example of the importance that should be attached to the proper determination of the morphological status of the various tissues of the stem. The question as to whether the internal ground-tissue of the *Osmundaceæ* is to be held as stelar or not may at first sight appear to be a distinction of merely academic interest; but, nevertheless, the settlement of this point decides whether the order as a whole is to be regarded as an ascending or a descending series.

#### THE ANCESTRY OF THE OSMUNDACEÆ.

The presence of several vertical series of pits on the broader walls of the tracheides of both modern and fossil *Osmundaceæ* becomes a matter of considerable importance when considering their ancestry, especially since in the primitive fossil species *Osmundites Dunlopi* the tracheides suggest the presence of a reticulate or even porose pitting. It is clear, in fact, that the presence of such markings on the tracheides of any particular fossil can no longer be regarded as an objection to an Osmundaceous affinity. According to the views already expressed above, the stele of such an ancestral type would have a continuous ring of solid xylem, or, in a still more primitive form, even a solid central xylem mass. In both cases the leaf-trace would depart in a protostelic manner, without interrupting the continuity of the xylem, and the protoxylems of the leaf-traces would be more or less decurrent into the xylem of the stem as a mesarch strand. It is further probable, in the more primitive forms, that there would be a peripheral exarch protoxylem of small elements proper to the stem, and apart from the mesarch protoxylem of the leaf-traces. In many of the species already known, the tracheides of the xylem ring diminish markedly in size towards the periphery (*Osmunda regalis*, *Osmundites Dunlopi* and *O. skidegatensis*); although it must be admitted that in the living *Osmundaceæ* the differentiation of the metaxylem elements takes place quite irregularly after the decurrent leaf-trace protoxylems are once fully developed.

If a fossil stem possessing the more primitive of the above-described characters were ever to be found, it would very probably be classed at first sight with the *Botryopteridæ*. This is a conclusion with which we would at once agree, for we regard the



*Osmundaceæ* as directly descended from an ancestral stock from which at least two other types of structure also arose—that of *Botryopteris* and that of *Zygopteris*.

As far as can be gathered from RENAULT's meagre description of the fossil, it appears to us that *Grammatopteris Rigolotti*, B. Ren. (14), possesses a type of structure that may be regarded as primitively Osmundaceous.

#### REFERENCES.

1. PENHALLOW, "*Osmundites Skidegatensis*, n.sp.," *Trans. Roy. Soc. of Canada*, ser. 2, vol. viii., sec. iv., p. 3, fig. 6, 1902.
2. PETTKO, "Tubicaulis von Ilia bei Schemnitz," *Naturwissenschaftliche Abhandlungen von W. Haidinger*, Bd. iii. p. 163, 1850.
3. UNGER, "Ein fossiles Farnkraut aus der Ordnung Osmundaceen, etc.," *Denkschriften der k. Acad. der Wissensch. im Wein*, Bd. vi. p. 137, 1854.
4. CARRUTHERS, "On the Structure of a Fern Stem from the Lower Eocene of Herne Bay, etc.," *Quart. Journ. Geol. Soc. Lond.*, vol. xxvi. p. 349, 1870.
5. PENHALLOW, *l.c.*, and also "Notes on Cretaceous and Tertiary Plants of Canada," in the same volume, p. 31.
6. SEWARD and FORD, "The Anatomy of Todea, etc.," *Trans. Linn. Soc. Lond.*, ser. 2, vol. vi. p. 254, 1902.
7. ZENETTI, "Das Leitungssystem im Stamm von *Osmunda regalis* und dessen Uebergang in den Blattteil," *Bot. Zeit.*, vol. liii. p. 53, 1895.
8. JEFFREY, "The Structure and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms," *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, vol. cxcv. p. 127, 1902.
9. FAULL, "The Anatomy of the Osmundaceæ," *Botanical Gazette*, vol. xxxii. p. 418, 1901.
10. BOODLE, "Further Observations on Schizæa," *Annals of Botany*, vol. xvii., No. 67, p. 513, 1903.
11. CHANDLER, "On the Arrangement of the Vascular Strands in the 'Seedlings' of certain Leptosporangiate Ferns," *Annals of Botany*, vol. xix., No. 75, p. 406, 1905.
12. DE BARY, *Comparative Anatomy*, p. 280, Eng. ed.
13. LACHMANN, *Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères*, p. 110, Lyons, 1889.
14. RENAULT, "Note sur la famille des Botryopteridées," *Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun*, vol. iv. p. 362, Pl. X. figs. 11-12, 1891. Also *Bassin houillier et Permien d'Autun et d'Epinac*, fasc. iv., "Flore fossile, deuxième partie," p. 46 (1896); Atlas, Plate XXX. figs. 9 and 10; Plate XXXI. figs. 1 and 1bis (1893).

#### DESCRIPTION OF FIGURES.

Figs. 1-2, 6-12, 14-18, and 20-24 are untouched photographs. Figs. 3-5, 13, 19, and 24-28 have been made from lightly printed bromide prints, which were used as camera lucida tracings.

The following lettering is used throughout:—*xy.*, xylem strand; *prx.*, protoxylem; *ph.*, phloem; *prph.*, protophloem; *S.T.*, sieve-tubes; *i.c.*, inner cortex; *o.c.*, outer cortex; *p.*, pith; *l.t.*, leaf-trace; *l.g.*, leaf-gap; *r.*, root.

## PLATE I.

Fig. 1. *Osmundites Dunlopi*. Surface view of the specimen. *a.*, outer limit of stem. (Natural size.)

Fig. 2. *Osmundites Dunlopi*. A transverse section of the specimen. *a.*, outer limit of stem; *xy.*, xylem ring of the stele; *S.L.*, zones of scale-leaves; *scl.*, conspicuous sclerotic strands in the outer leaf-bases. ( $\times$  about 3.) Slide in the collection of Mr R. Dunlop.

Fig. 3. *Osmundites Dunlopi*. Portion of the xylem ring showing the departure of the leaf-trace xylem. ( $\times$  36.) Slide K/1242.\*

## PLATE II.

Figs. 4 and 5. *Osmundites Dunlopi*. Portion of the xylem ring showing the departure of the leaf-trace xylem. (Fig. 4,  $\times$  31, slide K/1243; fig. 5,  $\times$  36, slide K/1242.)

Figs. 6, 7, 8. *Osmundites Dunlopi*. Longitudinal sections of the xylem ring showing the departure of the leaf-trace xylem. *st. xy.*, stem xylem; *lt. xy.*, leaf-trace xylem. ( $\times$  9.) Slides K/1246, K/1244 (figs. 7-8).

Fig. 9. *Osmundites Dunlopi*. Transverse section of small portion of the xylem ring showing the pit-markings on the walls of the tracheides. ( $\times$  90.) Slide K/1243.

Figs. 10 and 11. *Osmunda cinnamomea*. Longitudinal sections of the xylem showing the multiseriate pitting of the tracheides. (Fig. 10,  $\times$  144; fig. 11,  $\times$  155.)

Fig. 12. *Osmundites Dunlopi*. Oblique section of a leaf-trace passing through the inner cortex to show the apparently porose pitting of the tracheides. ( $\times$  63.) Slide K/1243.

Fig. 13. *Osmundites Dunlopi*. Transverse section of a leaf-trace passing through the inner cortex to show the origin of the root steles. *en.*, endodermis. ( $\times$  20.) Slide in the collection of Mr R. Dunlop.

## PLATE III.

Fig. 14. *Osmundites Dunlopi*. Transverse section of four leaf-bases in close proximity to the stem. ( $\times$  16.) Slide K/1243.

Fig. 15. *Osmundites Dunlopi*. Transverse section of leaf-trace (A) in fig. 14 more highly magnified. *scl.*, sclerotic ring of the petiole. ( $\times$  33.) Slide K/1243.

Fig. 16. *Osmundites Dunlopi*. Portion of the coating of leaf-bases to show the sclerotic stands (*sc. st.*) scattered in the spaces once occupied by stipular parenchyma. *scl.*, sclerotic rings of the petioles; *lt. xy.*, xylem of leaf-trace. ( $\times$  33.) Slide K/1243.

Fig. 17. *Osmundites Gibbiana*. Surface view of specimen. (Natural size.)

Fig. 18. *Osmundites Gibbiana*. A transverse section of the specimen. *a.*, outer limit of the stem; *xy.*, xylem ring of stem; *S.L.*, zones of scale-leaves. ( $\times$  2.5.) Slide K/1249.

Fig. 19. *Osmundites Gibbiana*. Portion of xylem ring of stele. *en.*, endodermis. ( $\times$  33.) Slide K/1249.

## PLATE IV.

Fig. 20. *Osmundites Gibbiana*. Portion of coating of leaf-bases to show the sclerotic strands (*sc. st.*) in the spaces once occupied by stipular parenchyma. *scl.*, sclerotic rings of the petioles; *lt. xy.*, xylem of leaf-trace; *S.L.*, scale-leaf. ( $\times$  14.) Slide K/1249.

Fig. 21. *Osmundites Douckeri*. Transverse section of the stock. *a.*, outer limit of stem; *xy.*, xylem ring of stele. The pith (*p.*) is still preserved. ( $\times$  about 2.) Slide K/1248.

Fig. 22. *Osmundites skidegatensis*. Transverse section. *xy.*, xylem ring of stele; *p.*, the pith (still intact); *int. str.*, internal vascular strands. ( $\times$  2.4.) Slide K/1251.

Fig. 23. *Osmundites skidegatensis*. Portion of the vascular ring of the stem. *ext. ph.*, external phloem; *int. ph.*, internal phloem; *int. str.*, internal vascular strands; *scl.*<sup>1</sup>, sclerenchyma between xylem strands of normal vascular ring; *scl.*<sup>2</sup>, sclerenchyma between the internal vascular strands. ( $\times$  14.) Slide K/1251.

\* Slides indicated by a "K" in the collection of Mr R. Kidston.



## PLATE V.

Fig. 24. *Osmundites skidegatensis*. Portion of the vascular ring from (A) in fig. 22 more highly magnified. *ect. ph.*, external phloem; *int. ph.*, internal phloem; *l.g. ph.*, metaphloem lining the leaf-gap; *p. l.*, porose layers; *l.g. sc.*, leaf-gap sclerenchyma. ( $\times 27$ .) Slide K/1251.

Fig. 25. *Osmundites skidegatensis*. Portion of the vascular ring from (B) in fig. 22 showing the departure of a leaf-trace. *lt.*, the departed leaf-trace; *lt. ph.*, phloem of the leaf-trace; *par.*, parenchyma of xylem sheath; *par.*<sup>2</sup>, parenchyma separating the phloem from the sclerenchyma of the leaf-gap. Other lettering as in fig. 24. Note the pitmarks on the tracheide wall. ( $\times 110$ .) Slide K/1251.

Fig. 26. *Osmundites skidegatensis*. Portion of the vascular ring from (C) in fig. 22 showing a leaf-gap some little distance above the departure of a leaf-trace. Lettering as in fig. 25. ( $\times 105$ .) Slide K/1251.

Fig. 27. *Osmundites skidegatensis*. The inner margin of a portion of the vascular ring showing the internal phloem (*int. ph.* of fig. 23). Other lettering as in fig. 25. ( $\times 110$ .) Slide K/1251.

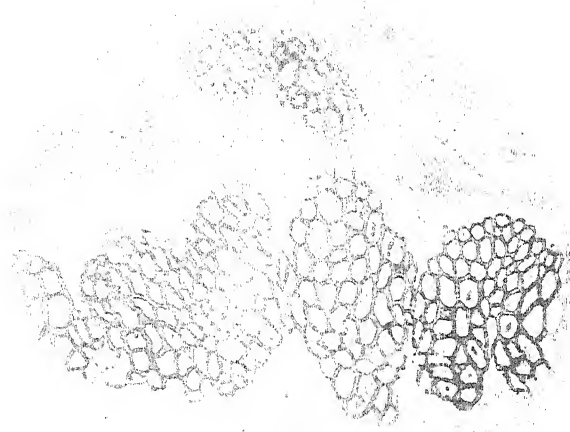
Fig. 28. *Osmundites skidegatensis*. Portion of a transverse section of a leaf-trace passing through the outer cortex of the stem. *ab. ph.*, abaxial metaphloem; *ad. ph.*, adaxial metaphloem; *prph.*, protophloem on abaxial side only; *par.*, parenchyma of xylem sheath; *par.*<sup>2</sup>, parenchyma between phloem and sclerenchyma; *sc.*, sclerenchyma mass in concavity of leaf-trace. ( $\times 84$ .) Slide K/1251.

## PLATE VI.

Diagrams; description on plate.



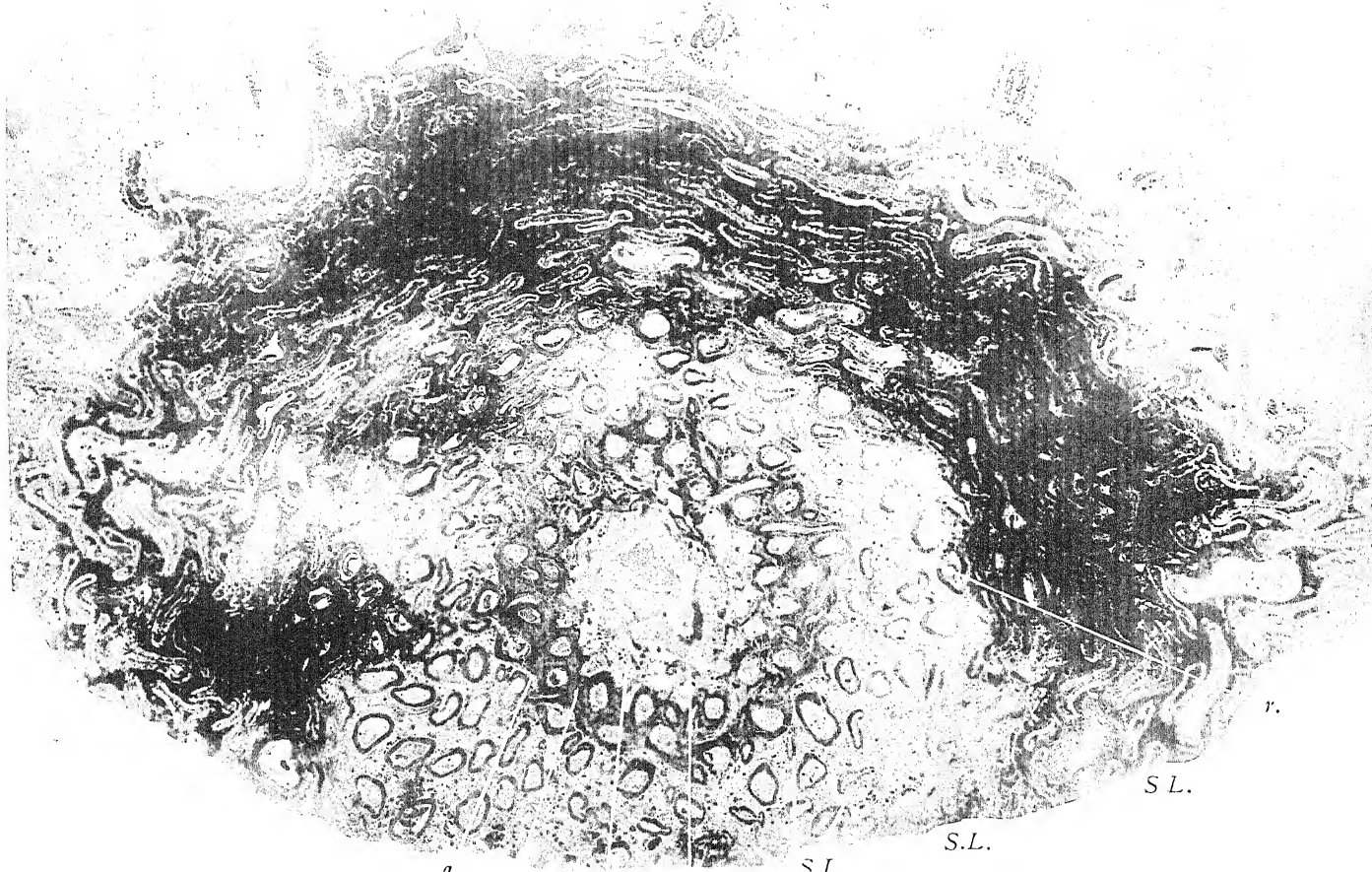
1



3

*scl.*

*scl.*



*a.*

*o c.*

*i c.*

*xy.*

2

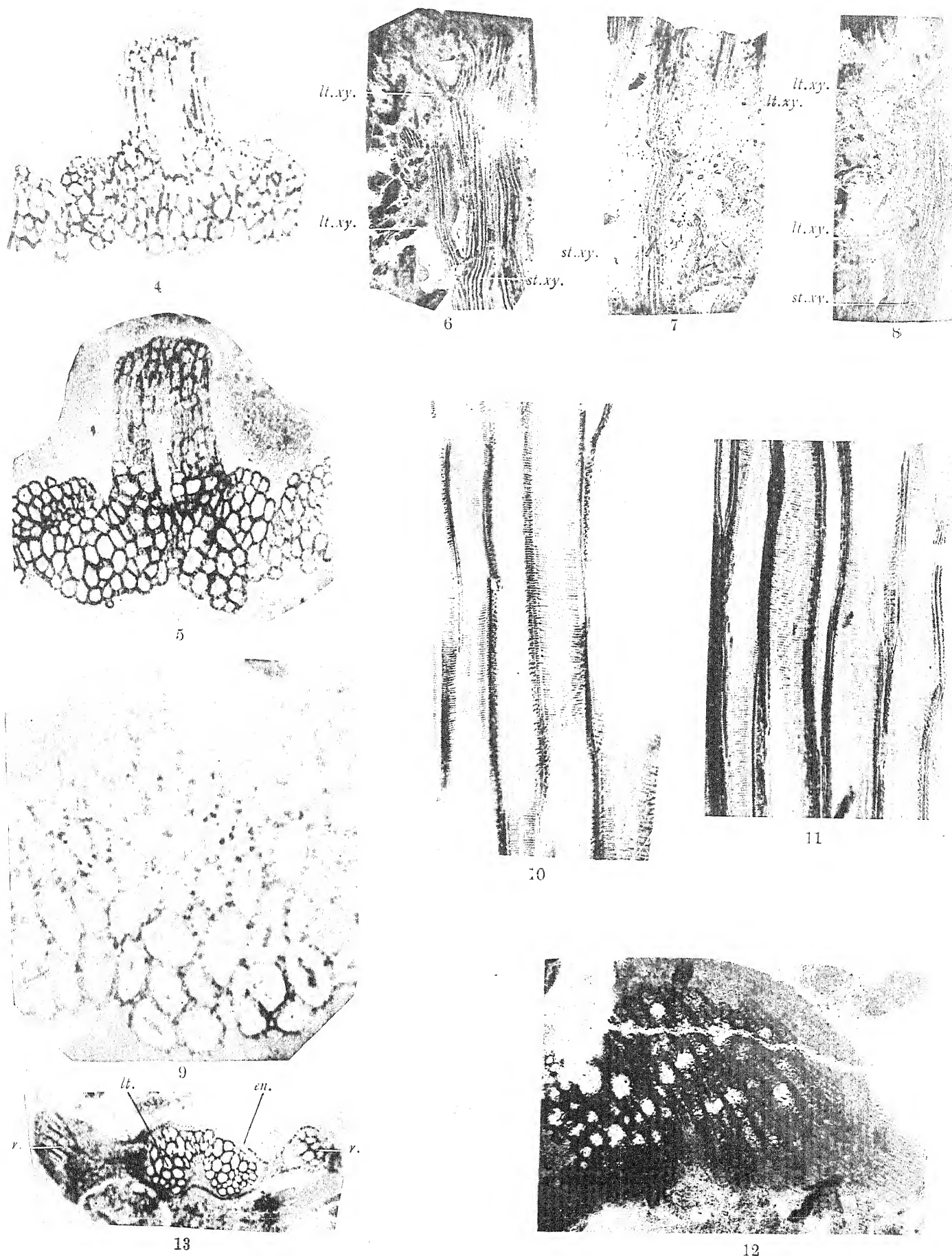
*S L.*

*S.L.*

*S L.*

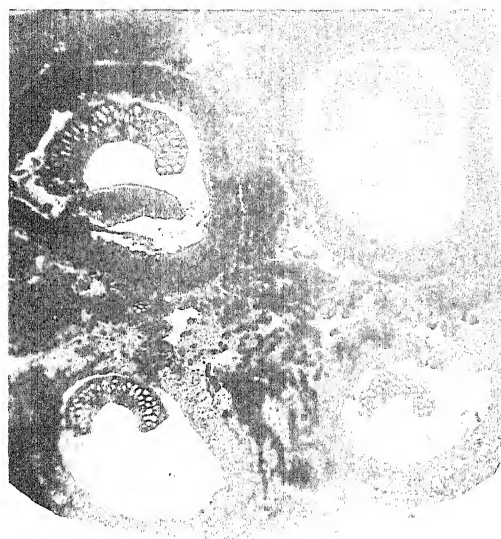
*r.*





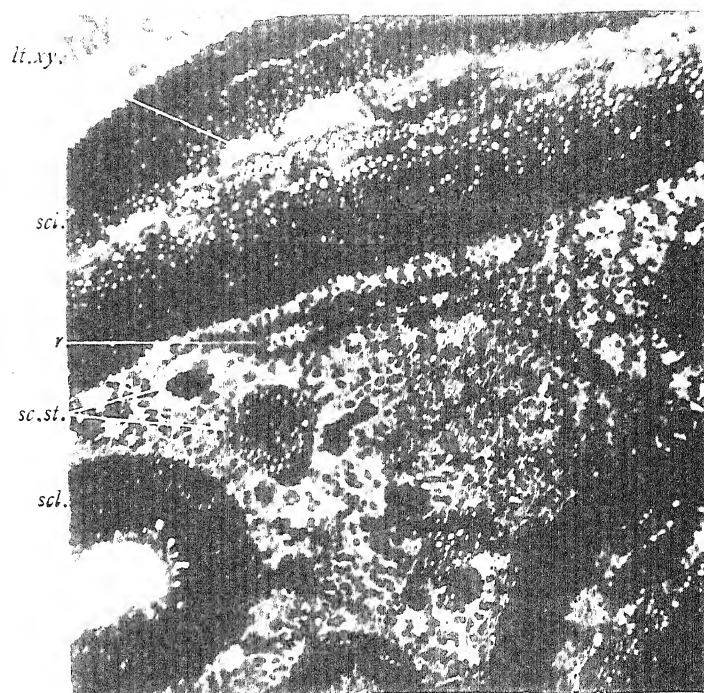






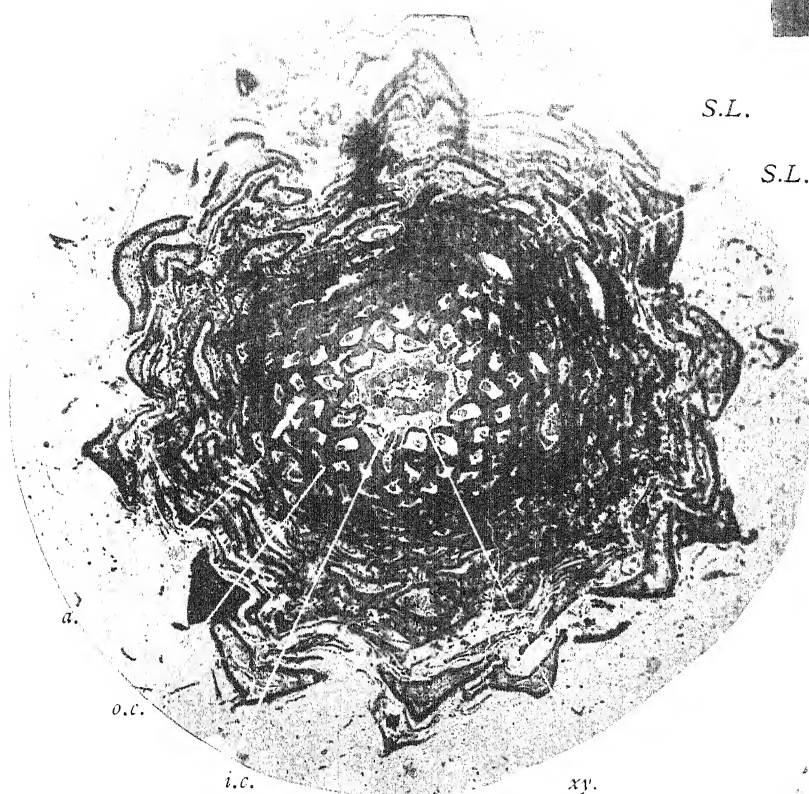
14

A.



16

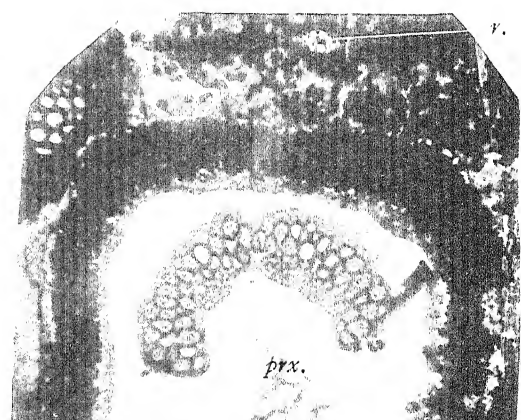
scl.



18

S.L.

S.L.

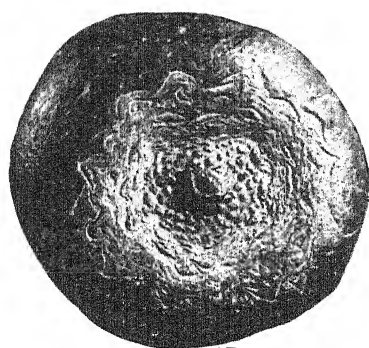


15

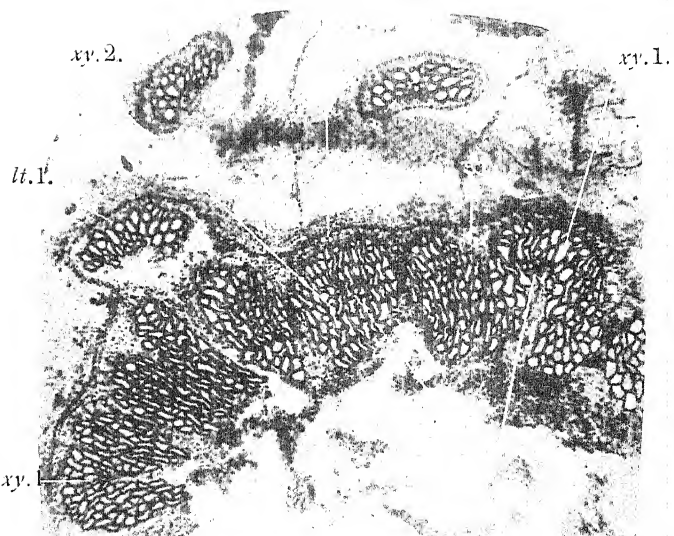
en.

lt.2.

scl.



17



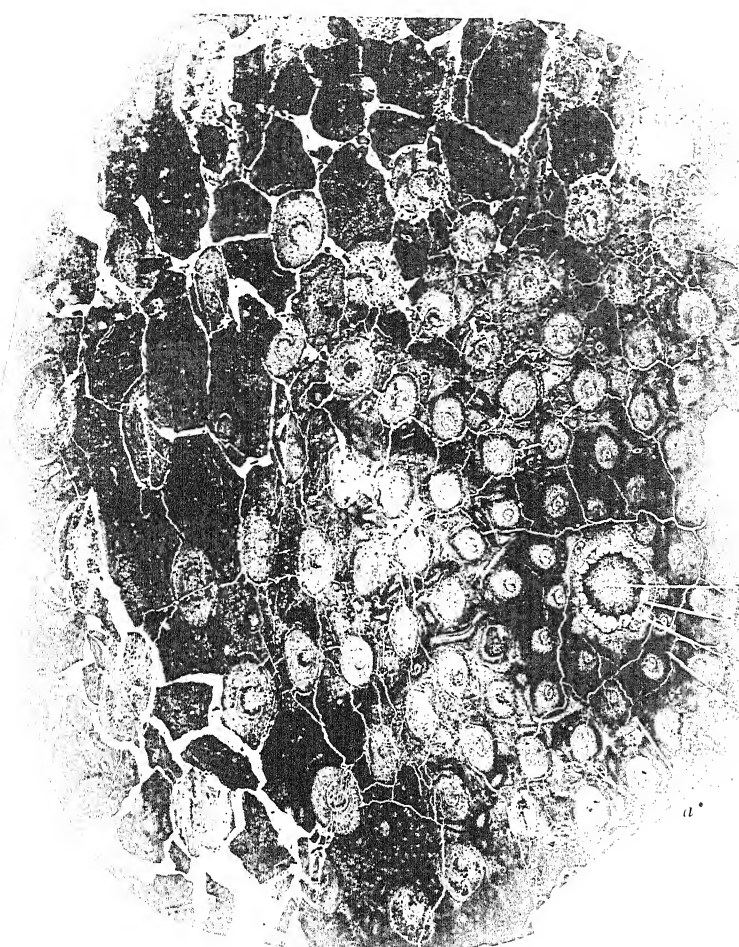
19

FIGS. 14-16. OSMUNDITES DUNLOPI. KIDST. & G.-V.

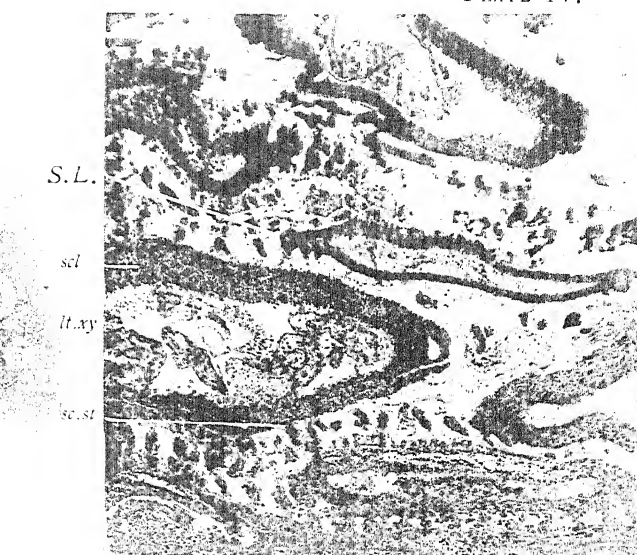
FIGS. 17-19. OSMUNDITES GIBBIANA. KIDST. & G.-V. N.SP.







21



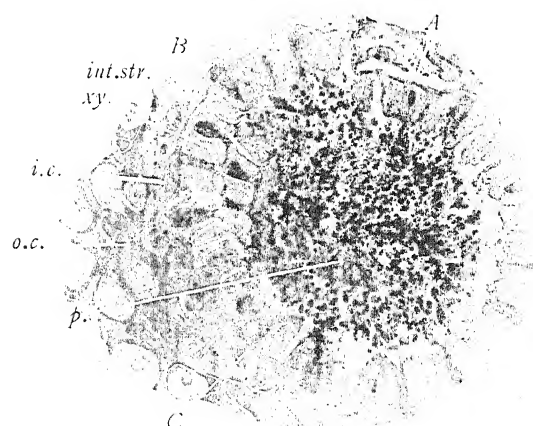
20

*p.*

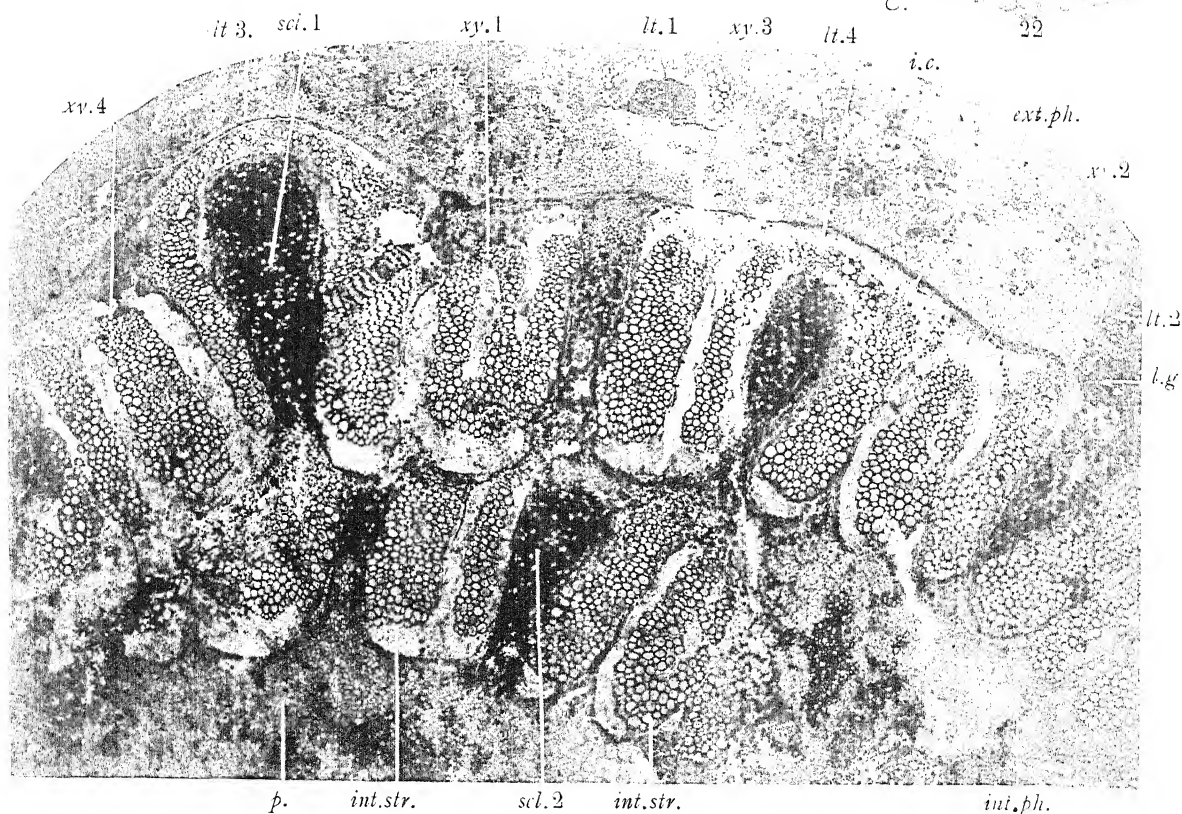
*xy.*

*i.c.*

*o.c.*



22



23

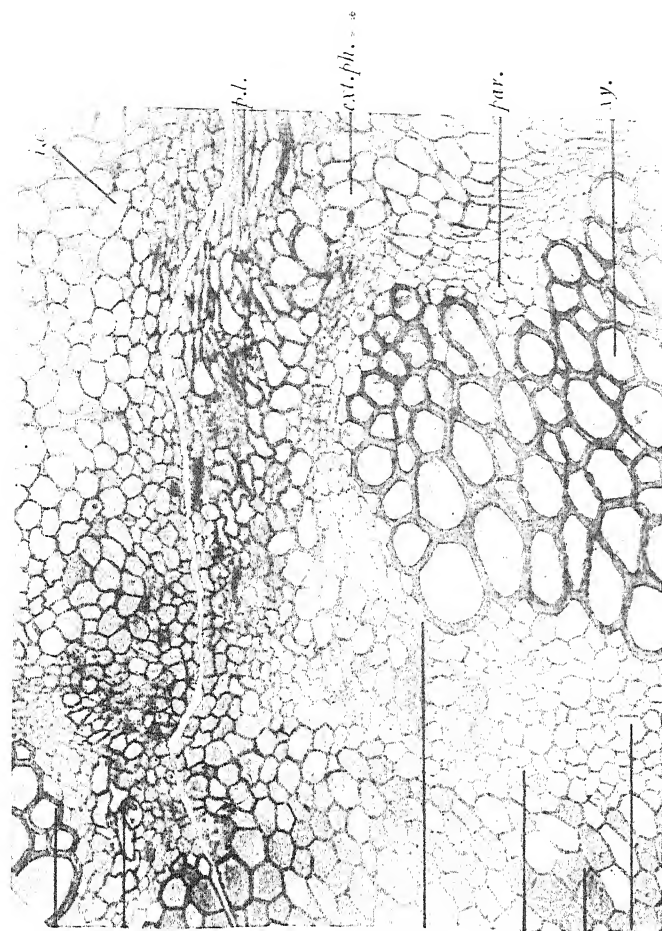
FIG. 20 OSMUNDITES GIBBIANA. KIDST. & G.V.

FIG. 21. OSMUNDITES DOWKERI. CARR.

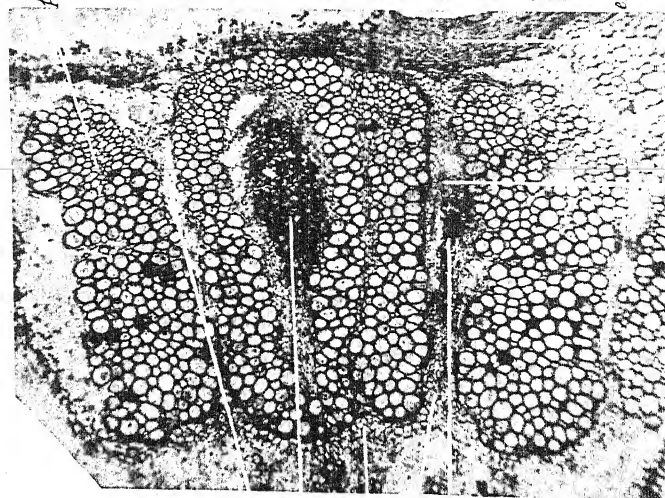
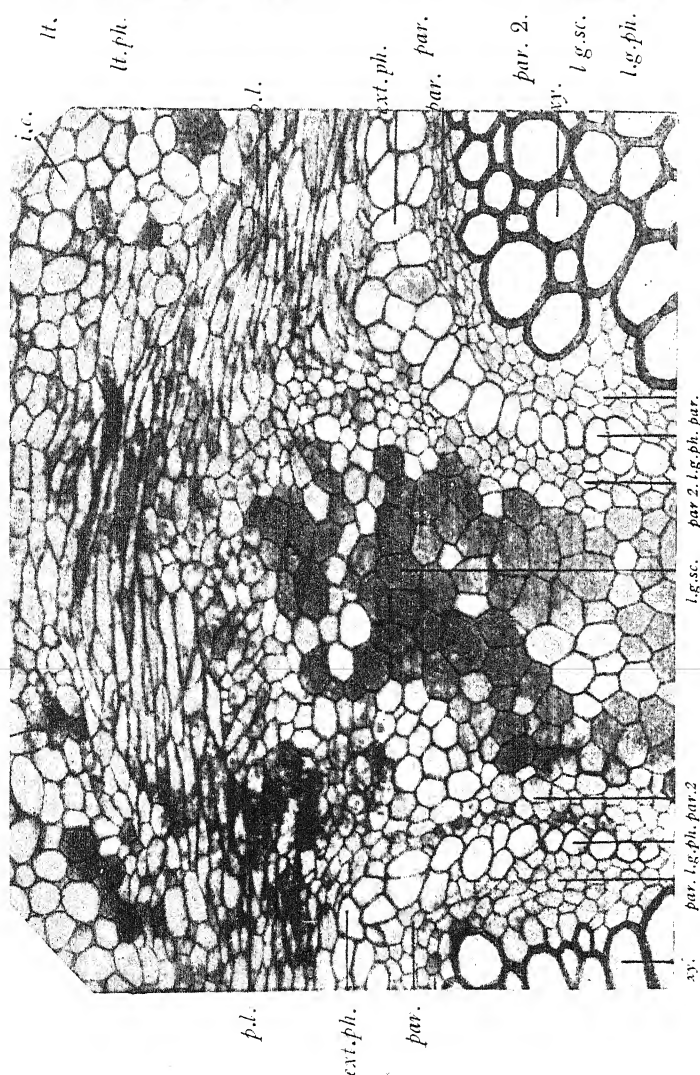
FIGS. 22-23. OSMUNDITES SKIDEGATENSIS. PENHALLOW.



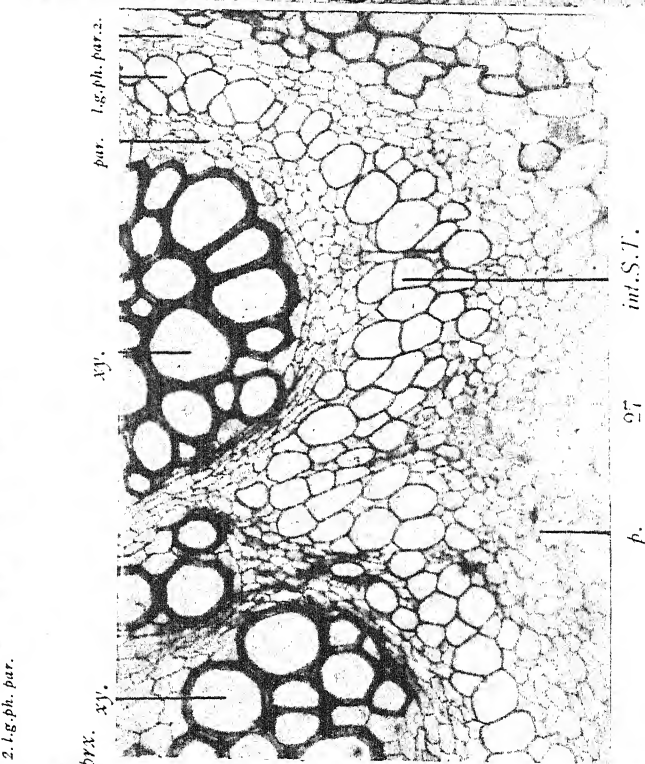
25



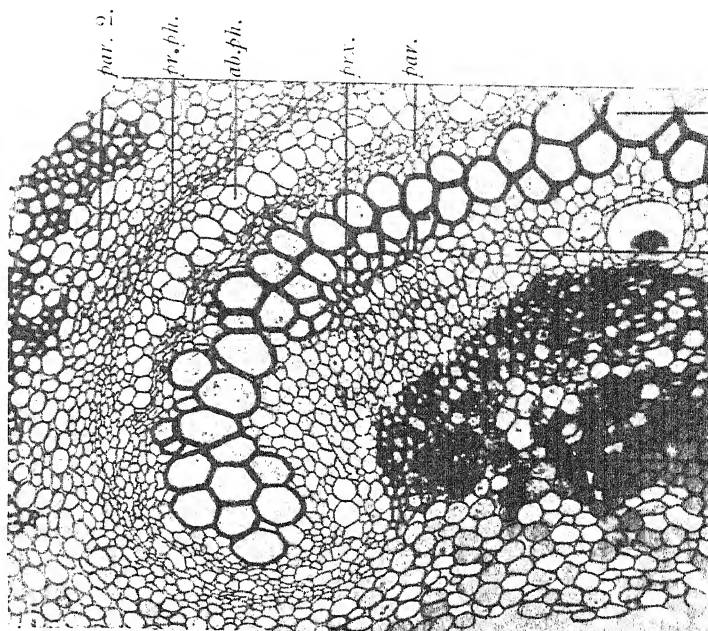
26



24



27

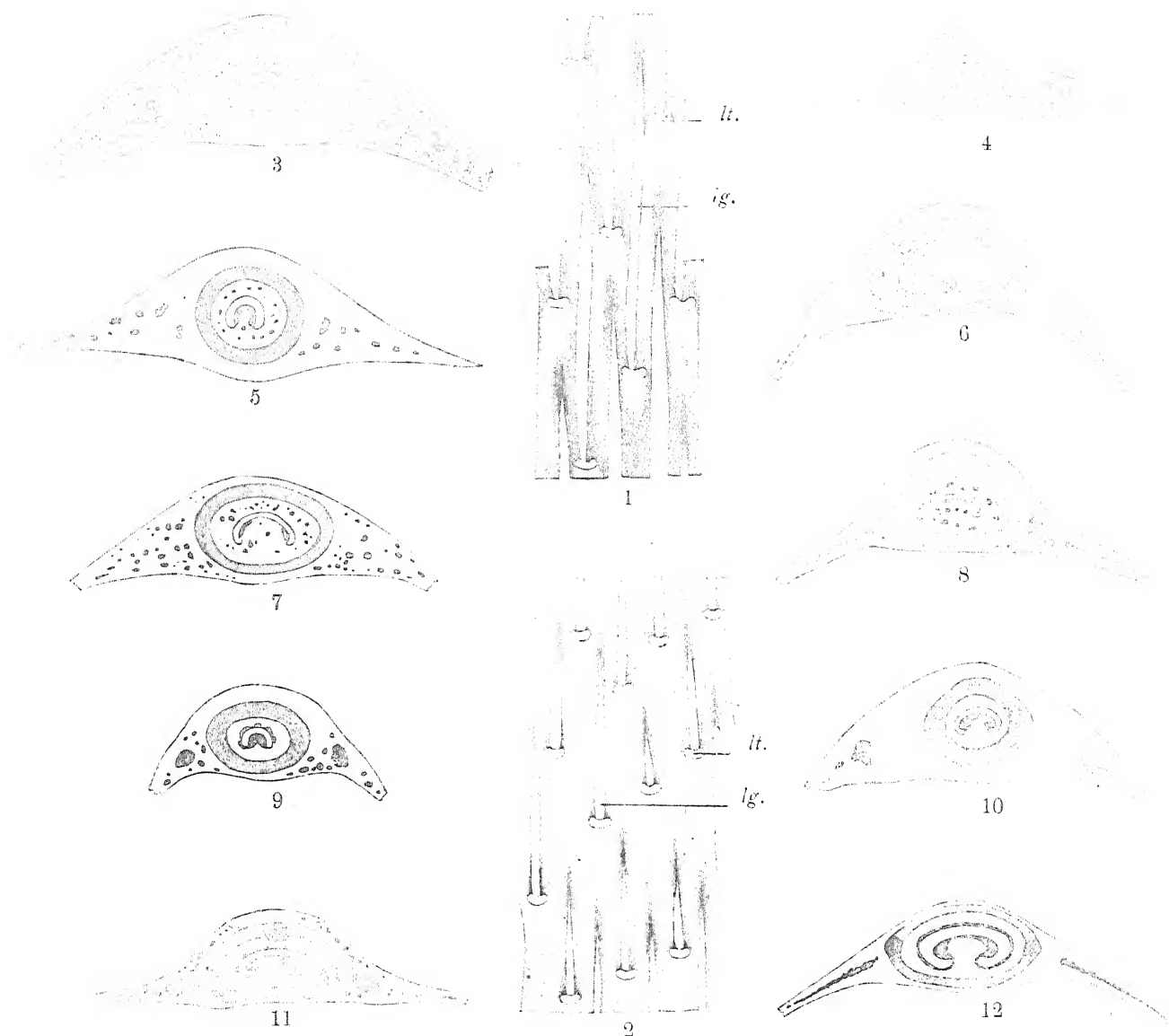


28

OSMUNDITES SKIDGATENSIS. PENNSYLVANIA







## DESCRIPTION OF DIAGRAMS.

1—A representation of a portion of the xylem ring of *Osmunda regalis* seen from without. lt., cut end of a departing leaf trace; lg., leaf gap., (after Lachmann).

2—A representation of a portion of the xylem ring of *Todea barbara* seen from without. Lettering as above. (After Seward & Ford).

3-12—Diagrams of transverse sections taken about the middle of the stipular leaf-bases of various *Osmundaceae* showing the distribution of the sclerenchyma:—The leaf-trace is unshaded.—3, *Osmundites Dunlopi*; 4, *Osmundites Gibbiana*; 5, *Osmundites Dorekeri*; 6, *Osmunda regalis*; 7, *Todea barbara*; 8, *Osmunda Javanica*; 9, *Todea hymenophyllioides*; 10, *Todea superba*; 11, *Osmunda cinnamomea*; 12, *Osmunda Claytoniana*.

The University Library,

ALLAHABAD. *Lh.*

97361

*S.P.*

Accession No. .... *Bot.* .....

Call No. ....

(Form No. 28 L, 10,000—'47.)



The TRANSACTIONS of the ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH will in future be Sold  
at the following reduced Prices:—

Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.	Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.
VI.	£0 11 6	£0 9 6	XXXIX. Part 1.	£1 10 0	£1 3 0
VII.	0 18 0	0 15 0	„ Part 2.	0 19 0	0 14 6
VIII.	0 17 0	0 14 0	„ Part 3.	2 3 0	1 11 0
IX.	1 0 0	0 17 0	„ Part 4.	0 9 0	0 7 0
X.	0 19 0	0 16 0	XL. Part 1.	1 5 0	0 19 0
XI.	0 14 6	0 12 0	„ Part 2.	1 12 6	1 5 6
XII.	0 14 6	0 12 0	„ Part 3.	1 6 0	0 19 6
XIII.	0 18 0	0 15 0	„ Part 4.	1 0 0	0 16 0
XIV.	1 5 0	1 1 0	XLI. Part 1.	1 1 0	0 15 9
XV.	1 11 0	1 6 0	„ Part 2.	1 9 6	1 2 0
XX. Part 1.	0 18 0	0 14 0	„ Part 3.	2 5 0	1 13 6
XXII. Part 2.	0 10 0	0 7 6	XLII.	2 2 0	1 11 0
„ Part 3.	1 5 0	1 1 0	XLIII.	2 2 0	1 11 0
XXVII. Part 1.	0 16 0	0 12 0	XLIV.	<i>Not yet published.</i>	
„ Part 2.	0 6 0	0 4 6	XLV. Part 1.	1 9 0	1 2 0
„ Part 4.	1 0 0	0 16 0	„ Part 2.	1 7 0	1 0 0
XXVIII. Part 1.	1 5 0	1 1 0			
„ Part 2.	1 5 0	1 1 0			
„ Part 3.	0 18 0	0 13 6			
XXIX. Part 1.	1 12 0	1 6 0			
„ Part 2.	0 16 0	0 12 0			
XXX. Part 1.	1 12 0	1 6 0			
„ Part 2.	0 16 0	0 12 0			
„ Part 3.	0 5 0	0 4 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXI.	4 4 0	3 3 0			
XXXII. Part 1.	1 0 0	0 16 0			
„ Part 2.	0 18 0	0 13 6			
„ Part 3.	2 10 0	1 17 6			
„ Part 4.	0 5 0	0 4 0			
XXXIII. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 2.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 3.	0 12 0	0 9 6			
XXXIV.	2 2 0	1 11 0			
XXXV.*Part 1.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 2.	1 11 0	1 3 6			
„ Part 3.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 4.	1 1 0	0 16 0			
XXXVI. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 2.	1 16 6	1 7 6			
„ Part 3.	1 0 0	0 16 0			
XXXVII. Part 1.	1 14 6	1 5 6			
„ Part 2.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 3.	0 16 0	0 12 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXVIII. Part 1.	2 0 0	1 10 0			
„ Part 2.	1 5 0	0 19 0			
„ Part 3.	1 10 0	1 3 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			

\* Vol. XXXV., and those which follow, may be had in Numbers, each Number containing  
a complete Paper.

January 1907.—Volumes or parts of volumes not mentioned in the above list are not for the present on sale to the public. Fellows or others who may specially desire to obtain them must apply direct to the Society. As the Society reprints from time to time parts of its publications which have become scarce, the absolute correctness of this list cannot be guaranteed beyond this date.

TRANSACTIONS  
OF THE  
ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

VOLUME XLV. PART III.

19. *Magnetization and Resistance of Nickel Wire at High Temperatures.* Part II. By Professor C. G. KNOTT, D.Sc. Price: to Public, 6d.; to Fellows, 4½d. (Issued April 1, 1907.)
20. *On Skulls of Horses from the Roman Fort at Newstead, near Melrose, with Observations on the Origin of Domestic Horses.* By J. C. EWART, M.D., F.R.S. (With Three Plates and Six Text-figures.) Price: to Public, 3s. 6d.; to Fellows, 2s. 8d. (Issued May 9, 1907.)
21. *Results of Removal and Transplantation of Ovaries.* By F. H. A. MARSHALL, D.Sc., and W. H. JOLLY, M.B. With Two Plates. Price: to Public, 2s.; to Fellows, 1s. 6d. (Issued May 8, 1907.)
22. *The Geology of Ardrossan.* By J. D. FALCONER, M.A., D.Sc., F.G.S. (With Two Plates.) Price: to Public, 1s. 6d.; to Fellows, 1s. 2d. (Issued May 9, 1907.)
23. *The Development of the Anterior Mesoderm, and Paired Fins with their Nerves, in Lepidosiren and Protopterus.* By W. E. AGAR, B.A. (With a Plate.) Price: to Public, 3s.; to Fellows, 2s. 3d. (Issued May 17, 1907.)
24. *Scottish Tardigrada, collected by the Lake Survey.* By JAMES MURRAY. (With Four Plates.) Price: to Public, 3s. 6d.; to Fellows, 2s. 8d. (Issued May 20, 1907.)
25. *Arctic Tardigrada, collected by Wm. S. Bruce.* By JAMES MURRAY. (With Two Plates.) Price: to Public, 1s. 6d.; to Fellows, 1s. 2d. (Issued July 6, 1907.)
26. *A Monograph on the general Morphology of the Myxinoïd Fishes, based on a study of Myxine.* Part III. The Anatomy of the Muscles. By FRANK J. COLE, B.Sc. Oxon. (With Four Plates.) Price: to Public, 8s. 3d.; to Fellows, 6s. 2d. (Issued June 20, 1907.)
27. *On the Fossil Osmundaceæ.* By R. KINSTON, F.R.S. L. & E., F.G.S., and D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A. (Plates I.-VI.) Price: to Public, 3s. 3d.; to Fellows, 2s. 4½d. (Issued July 5, 1907.)

[For Prices of previous Volumes and Parts see page 3 of Cover.]



TRANSACTIONS  
OF THE  
ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

VOL. XLVI.—PART II.—(No. 9).

---

ON THE FOSSIL OSMUNDACEÆ.

PART II.

BY

R. KIDSTON, F.R.S. L. & E., F.G.S., AND  
D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A., F.L.S.

[PLATES I.-IV.]

EDINBURGH:

PUBLISHED BY ROBERT GRANT & SON, 107 PRINCES STREET,  
AND WILLIAMS & NORGATE, 14 HENRIETTA STREET, COVENT GARDEN, LONDON.

MDCCCXVIII.

*Price Two Shillings and Eightpence.*



IX.—On the Fossil Osmundaceæ. By R. Kidston, F.R.S. L. & E., F.G.S., Foreign Mem. K. Mineral. Gesell. zu St Petersburg; and D. T. Gwynne-Vaughan, M.A., F.L.S., Lecturer in Botany, Birkbeck College, London. (Plates I.–IV.)

(MS. received January 6, 1908. Read same date. Issued separately March 27, 1908.)

## PART II.\*

### *Zalesskya gracilis*, Eichwald, sp., and *Zalesskya diploxylon*, Kidston and Gwynne-Vaughan, n.sp.

While the first part of this paper was in course of preparation a search was made through various palæobotanical publications in the hope of meeting with records of Osmundaceous fossils that had hitherto escaped recognition as such. In so doing our attention was at once attracted by the descriptions and figures given by EICHWALD in his *Lethæa Rossica* of some very fine fossils which were held by him to represent the stems of arborescent ferns. Those in which we were particularly interested were *Chelepteris gracilis*, Eichwald,† *Sphallopteris Schlechtendalii*, Eichwald,‡ *Bathypteris rhomboidea*, Eichwald,§ sp., and *Anomorrhæa Fischeri*, Eichwald.|| The figures and descriptions of these plants were quite inadequate for the determination of their true affinities; but it must be remembered that at the time when these descriptions were written by EICHWALD many structural characters which are now regarded as of paramount importance in determining affinities were not recognised as such, even by botanists. To enable us if possible to clear up these difficulties, we wrote to Mons. MICHEL ZALESSKY, geologist on the staff of the Comité géologique, St Petersburg, asking if the types of these specimens were known to be in existence, and if any preparations had been made from them suitable for microscopical examination.

On receiving our letter Mons. M. ZALESSKY instituted a most laborious search in several museums, and was eventually successful in finding the types of the four genera already mentioned in the Museum of the Institute of Mines, St Petersburg. No sections for microscopical examination had ever been prepared from any of the stems, though the microscopical structure of the petiole base of *Sphallopteris Schlechtendalii* had been imperfectly described by EICHWALD,¶ and that of *Bathypteris rhomboidalis* by SCHMALHAUSEN.\*\*

\* Part I., *Trans. Roy. Soc. Edin.*, vol. xlv., part iii. (No. 27), pp. 759–780, pls. i.–vi., 1907.

† *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 98, pl. iii., figs. 4, 5, and 6, 1860.

‡ *Ibid.*, vol. i., p. 93, pl. iii., figs. 1–2, pl. xx., figs. 2–5.

§ *Ibid.*, vol. i., p. 96, pl. iv., figs. 1–2 (= *Tubicaulis rhomboidalis*, Kutorga (*pars*), *Verhandl. d. Miner. Gesell. zu St Petersburg*, pl. i. fig. 6, 1844).

|| *Ibid.*, vol. i., p. 102, pl. iv., figs. 3–4.

¶ *Ibid.*, pl. xx., figs. 2–5.

\*\* “Die Pflanzenreste d. Artinskischen und Permischen Ablagerungen,” etc., *Mém. du Comité géol.* (St Petersburg), vol. ii., No. 4, pp. 9 and 36, pl. iii., figs. 6–7, 1887.

TRANS. ROY. SOC. EDIN., VOL. XLVI. PART II. (NO. 9).





The references to the internal structure of *Chelepteris gracilis* and *Sphallopteris Schlechtendalii*, embodied in EICHWALD'S descriptions of these species, only refer to characters observable by the hand-lens.

With the object, therefore, of submitting the stems of *Chelepteris*, *Sphallopteris*, *Anomorrhæa*, and *Bathyppteris* to a careful microscopical examination, the Director of the Comité géologique had portions cut from each of these stems, and most generously presented them to us for examination; and we take this opportunity of expressing our indebtedness and sincere thanks to Mons. TH. TSCHERNYSCHEW for supplying us with the necessary material for our examination of these genera, and to Mons. MICHEL ZALESSKY for the willing labour bestowed on searching for the specimens. To Mons. ZALESSKY we are further indebted for excellent photographs of the external surface of the specimens, which were taken by Mons. KOCH.

Although in the present paper only *Chelepteris gracilis*, Eichwald (for which, for reasons stated later, we propose the genus *Zalesskya*), and a new species of the same genus are described, it is desirable, before proceeding further, to consider the relationship and distinctive characters of *Chelepteris*, *Sphallopteris*, *Bathyppteris*, and *Anomorrhæa*, all of which are placed by CORDA\* and EICHWALD† in the *Protopterideæ*, the chief character of which is the horse-shoe shaped vascular bundle of the petioles.

### *Chelepteris*, Corda.

1845. *Chelepteris*, Corda, *Flora d. Vorwelt*, p. 76.

*Stem arborescent, round, erect; exposed cicatrices of leaves supported on elevated cushions, spirally arranged and ornamented with adventitious rootlets. Cicatrices oblong or ovate, with a single median crescent-shaped vascular bundle.*

This genus was founded for the reception of three fern stems which were described by SCHIMPER and MOUGEOT under the names of *Caulopteris Voltzi*,‡ *Caulopteris micropeltis*,§ and *Caulopteris Lesangeana*.||

EICHWALD, who adopted this genus for his *Chelepteris gracilis*, thus describes it:—

### *Chelepteris* (Corda), Eichwald.

1860. *Chelepteris*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 98.

*Stem arborescent, straight, cylindrical, formed of petiole bases, very close and cylindrical, disposed vertically in spiral series and showing on their fractured end a single semilunar vascular bundle with rarely occurring adventitious roots in the interstices of the petiole bases; the ligneous body (stele) is complete and its walls are stout.*

\* *Flora d. Vorwelt*, p. 75.

† *Loc. cit.*, p. 92.

‡ *Monog. d. plantes foss. du grès bigarré de la chaîne des Vosges*, p. 65, pl. xxx., pl. xxxi. figs. 1-2, 1844.

§ *Ibid.*, p. 67, pl. xxxi. fig. 3.

|| *Ibid.*, p. 67, pl. xxxii.

In addition to a few structural features added by EICHWALD, the leaves are said to be very close.

### *Sphallopteris*, Corda (emend.).

1845. *Sphalmopteris*, Corda, *Flora der Vorwelt*, p. 76.

*Stem arborescent, round, external cushions elevated, spirally arranged (5/8). Cicatrices showing the impression of a central depressed simple horse-shoe shaped vascular bundle.*

The type of CORDA'S *Sphallopteris* is the stem which BRONGNIART referred to his *Anomopteris Mougeotii*,\* and which is figured in the *Hist. d. végét. foss.*, vol. i., pl. lxxx.†

BRONGNIART believed this fern stem to have borne the fronds he named *Anomopteris Mougeotii*,‡ on account of their large size and being found in the same bed as the stem. They were not, however, found in organic union, hence the uncertainty of the stem and fronds belonging to the same species; and this consideration induced CORDA to place the stem in a separate genus.

It is very interesting to notice that traces of a semilunar vascular bundle were seen on some of the broken-over petioles, which are compared to those of *Osmunda regalis* by BRONGNIART.

EICHWALD thus describes the genus:—

### *Sphallopteris* (Corda), Eichwald (emend.).

1860. *Sphallopteris*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 92.

*The exterior of the stem is composed of a cortex formed of adventitious rootlets and petiole bases or cushions disposed in regular spiral series, and which are very prominent and very large, and show in transverse section cicatrices in the form of a horse-shoe in the middle or on their surfaces.*

"The cushions are triangular or almost rhomboidal, the two lateral edges are always acute, the inferior or anterior margin is also acute, but the superior or posterior margin is rounded, rarely pointed, and is not raised up above the surface of the stem, as the inferior; it loses itself likewise in the leaf; the horse-shoe shaped vascular bundle has its two extremities bent in as a hook.

"The interpulvinar area is entirely riddled with vascular bundles, which form sometimes vertical rows, or which are sometimes disposed horizontally, leaving large furrows as the traces of their former existence.

"The woody body (*cyllindrus ligneus*) is small, narrow, and occupies the axis of the stem; the vascular bundles which compose it diverge in all directions and ascend obliquely" (the leaf-traces).

\* "Essai d'une Flore du grès bigarré," *Ann. d. Sc. Nat.*, Dec. 1828, p. 4.

† P. 261, 1831 or 1832.

‡ *Loc. cit.*, pls. lxxix. and lxxxi.

EICHWALD, believing that his stem was generically identical with that described by BRONGNIART, and for which CORDA founded the genus *Sphallopteris*, adds to the original characters some which are derived from the internal structure of the stem.

One of the chief distinctive differences which separates *Chelepteris* from *Sphallopteris*, as pointed out by EICHWALD, is the smaller vascular axis of the latter when compared with that of the former.

### Bathypteris, Eichwald.

1860. *Bathypteris*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 96.]

*Stem large, simple, almost cylindrical, swollen at the middle, and contracted towards the extremities; the surface is composed of contiguous petiolar bases, discs (= broken-over surface of petioles) much sunk in, almost round or somewhat squared, provided in the centre with a small semicircular cicatrice; the margins of the petiole bases only are prominent and riddled with holes or canals arising from the adventitious roots; the elongated leaves, closely placed beside each other, are fixed at the upper extremity of the stem.*

This genus is said to differ from *Chelepteris* and *Sphallopteris* in the petiole bases being scarcely visible at the surface of the stem, whereas in *Chelepteris* and *Sphallopteris* the stems possess prominent petiole bases. It will be seen as we proceed that this character depends on the state of preservation of the specimens. The stele of *Bathypteris* was not preserved.

### Anomorrhœa, Eichwald.

1860. *Anomorrhœa*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 102.

*Stem fairly large and composed of the bases of almost rhomboidal-tubular petioles which are provided with many layers, ascending obliquely and placed quincuncially. They enlarge insensibly towards the extremity and are provided with a semicircular vascular bundle, sometimes in the form of a horse-shoe, of which the centre is hollow; the interpetiolar interstices have no adventitious roots, by which the genus is principally distinguished from the genera mentioned above.\**

The stele was not preserved.

EICHWALD was mistaken in supposing that *Anomorrhœa* did not possess adventitious roots, for sections of the specimen show them to be present as in all the other three genera to which reference has been made.

These four genera have been differently regarded by subsequent writers, but it must be borne in mind that probably all those authors who have referred to them had only the descriptions and figures for their guidance, for it is certain that no microscopical preparations were made from the specimens at the time they wrote, and it is also further highly probable that they were unable to examine the original types.

\* The genera referred to by EICHWALD are *Sphallopteris*, *Bathypteris*, *Chelepteris*, and *Desmia*.

BRONGNIART proposes for the fern stem which was first described by EICHWALD under the name of *Anomopteris Schlechtendali*,\* and subsequently placed by him in *Sphallopteris*, Corda, the new genus *Thamnopteris*,† on the ground that EICHWALD's stem was not generically similar to the *Anomopteris Mougeotii*‡ which CORDA had made the type of his genus *Sphalmopteris* (= *Sphallopteris*, Eichwald).

BRONGNIART says in regard to his genus *Thamnopteris*: "I place under this name a frutescent erect fern stem, but with persistent petioles arranged around a very slender stem, which M. EICHWALD designates under the name of *Anomopteris Schlechtendali*, because it appeared to him to offer some analogy with the stem which I have referred to *Anomopteris Mougeotii*;§ but this latter differs notably in its very slender stem surrounded by very numerous slender petioles, and which have evidently been persistent as those of our herbaceous ferns with ascending stems." ||

We have not seen the specimen of *Sphallopteris Schlechtendalii* to which BRONGNIART refers, but, judging from the specimen of *Sphallopteris Schlechtendalii* which EICHWALD gives on Pl. III., fig. 2, of the *Lethæa Rossica*, one would scarcely be inclined to include it in the same genus as *Anomopteris Mougeotii*, and in our future treatment of this fossil we shall adopt the name of *Thamnopteris Schlechtendali* for this stem.

There are other considerations which advocate this course, and one of these is that a microscopical examination of the specimen of the *Thamnopteris Schlechtendali* figured by EICHWALD in the *Lethæa Rossica* reveals the fact that the true outer surface of the stock is not preserved, but the stem was surrounded by a thick mantle of concrescent leaf-bases, and an unknown thickness of these concrescent leaf-bases has been removed from the stem. Probably the true appearance of the outer surface of the stock would be a felted mass of rootlets in which the remains of the petioles were embedded. In fact, this specimen and those we have examined of *Zalesskya* (*Chelepteris*, Eichwald non Corda), *Anomopteris*, and *Bathypteris* are all more or less incomplete or even partially decorticated as in *Zalesskya*, and none of them show the true outer surface of the stock, and they might well be described as all representing a "*Knorria*" condition. Therefore, if the figure given by BRONGNIART as *Anomopteris Mougeotii* shows its true outer surface (which it may do), a comparison has been made between structures which hold different positions in the stock.

But a more weighty reason for the rejection of the genus *Sphallopteris* for EICHWALD's plant is found in the circumstance that the structure of the type of the genus *Sphallopteris* (*Anomopteris Mougeotii*, Brongniart) is not known, and there is no warrant for inferring that it was similar to that of EICHWALD's specimen. All that is known of the structure of *Anomopteris Mougeotii* is that the petioles seem to possess semilunar vascular bundles "as in the petiole of *Osmunda regalis*," but this

\* EICHWALD, *Urwelt Russlands*, Heft ii., p. 180, pl. iv., figs. 3-5.

† BRONGNIART, *Tableau d. genres d. végét. foss.*, p. 35, 1849.

‡ BRONGNIART, *Hist. d. végét. foss.*, vol. i., pl. lxxx.

§ The *Cottæ Mougeotii* of SCHIMPER and MOUGEOT, *Plantes foss. du grès bigarré*, p. 69, pl. xxxiii.

|| *Tableau d. genres d. végét. foss.*, p. 35.

character is of too general occurrence to be accepted as indicating generic identity between the fern stems in question. The genus *Thamnopteris*, as it will be employed by us, when we come to describe the specimen in detail, will be one which derives its essential characters from the anatomy of the stem. We take this liberty of altering the generic characters on the strength of the fact that the stem we hope to describe, though not actually the individual to which BRONGNIART's remarks refer, is one of two which were figured and described by EICHWALD as belonging to his *Sphallopteris Schlechtendalii*.

It is similar considerations which have prompted us to remove the *Chelepteris gracilis*, Eichwald, from that genus and to place it in the new genus *Zalesskya*. This stem has not only lost its mantle of leaf-bases, but is also partially decorticated, so its outer surface is unknown. The whole of the characters of the genus *Chelepteris*, Corda, are derived from external features, and possibly the specimens placed in *Chelepteris* by CORDA may show their outer surface; but be this as it may, the genus *Zalesskya* is founded on characters derived entirely from its internal organisation—an organisation which one has no right to infer was possessed by the original types of the genus *Chelepteris*.

It is difficult and probably useless to attempt to define the relationship of the plants placed in *Chelepteris*, Corda, to the *Chelepteris* (*Zalesskya*) *gracilis* of EICHWALD; but we are of opinion that they are probably generically distinct, though it is impossible to determine this point satisfactorily.

The genera *Chelepteris*, Corda (*non* Eichwald), and *Sphallopteris*, Corda (*emend.*), are placed by BRONGNIART alongside of *Protopteris*, which is compared with the *Dicksoniæ*, though he points out that the same type of leaf-trace occurs in the *Osmundaceæ* and other ferns.

Though the genus *Protopteris*, Presl,\* may be Cyatheaceous, we are clearly of opinion that the fern stems described by EICHWALD under the names of *Chelepteris* and *Sphallopteris* (without expressing any opinion on the fossils placed in these genera by CORDA) are Osmundaceous, and, along with *Zalesskya* and *Anomorrhæa*, must be removed from the *Protopteridææ*.

SCHIMPER, in his *Traité d. paléont. végét.*,† treats *Thamnopteris*, *Anomorrhæa*, *Chelepteris*, and *Bathyppteris* as distinct genera, but in Zittel's *Handbuch d. Palaeontologie*‡ he unites *Anomorrhæa* and *Bathyppteris* with *Thamnopteris*, remarking that there are no grounds for placing these fern stems in different genera as has been done, as the outer surfaces of all show the same characters; and had not one the structure of the specimens to direct them, this appears to us as the wisest way of treating the fossils, though, as will be seen later on, we still keep these genera separate, but from an altogether different class of characters than those observable on their outer surfaces.

We have thought it necessary to give this review of the literature of the subject, to show the opinions held by the various botanists who have written about these fossil fern

\* PRESL in *Sternberg. Vers.*, vol. ii., fasc. vii.-viii., p. 169, 1838.

† Vol. i., pp. 701-3, 1869.

‡ SCHIMPER in Zittel, *Handb. d. Palaeont.*, II. Abth., Palaeophytologie, p. 145, 1879.



stems; but it must be remembered that probably none of these writers have had the opportunity of examining the specimens, and the published descriptions are quite inadequate to enable one to give a true interpretation of their systematic position.

As already stated, for the *Chelepteris gracilis*, Eichwald, we have been compelled to form a new genus, and separate it from those species originally placed in *Chelepteris* by Corda; but as the other three genera, *Thamnopteris*, *Anomorrhæa*, and *Bathyppteris*, only contain the type specimens, and these are the specimens investigated in this and the succeeding paper, we are fortunately enabled to retain the old names, though the characters on which we now define these genera are entirely derived from their internal organisation.

Our specimens of *Zalesskya*, *Thamnopteris*, *Anomorrhæa*, and *Bathyppteris* are from the Upper Permian of the Oural, and their geological position is seen in the annexed table, which has been kindly communicated to us by Mons. ZALESSKY :\*—

D'après Lapparent.		Division du permien et permo-houiller en Russie.	Le permien d'Oural, gouv. Oufa et Orenbourg.
Thuringien.	"Zechstein."	P <sub>3</sub> Tattarien	Marnes bigarrés avec les conchifères.
		P <sub>2</sub>	Calcaires et marnes avec la faune de Zechstein, gypse. Les grès cuivreux avec les plantes fossiles ( <i>Chelepteris</i> , <i>Sphallopteris</i> , <i>Bathyppteris</i> , et <i>Anomorrhæa</i> ).
Saxonien.	"Rothliegendes."	P <sub>1</sub>	Marnes bigarrés, argiles, grès ou avec la faune marine: <i>Productus Cancrini</i> , <i>Strophalosia horrescens</i> , ou avec les plantes fossiles ( <i>Calamites gigas</i> ).
Artinskien ou Autunien.	"Permo-houillers."	P.C.	Calcaires dolomitiques ( <i>Productus Cancrini</i> , <i>Marginifera typica</i> , <i>Dielasma elongata</i> , <i>Fusulina Verneuli</i> ).
		Koungourien. Artinskien.	Grès d'Artinsk, avec les plantes fossiles et ammonitidés.

\* Compiled from Lapparent and other sources.

*Zalesskya gracilis*, Eichwald, sp. (Pl. I. figs. 1-3; Pl. II. figs. 4, 5, 8;  
Pl. III. figs. 9-20.)

1860. *Chelepteris gracilis*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 98., pl. iii. figs. 4-5 (? non fig. 6).

1869. *Chelepteris gracilis*, Schimper, *Traité d. paléont. végét.*, vol. i., p. 702, pl. li. fig. 4 (? non fig. 5).

The description of this species is based upon a portion cut from the lower end of the type specimen figured by EICHWALD in his *Lethæa Rossica*, Taf. iii., fig. 4. A photograph of the complete fossil by Mons. R. KOCH was kindly forwarded to us by Mons. ZALESSKY, and is reproduced in Plate I., fig. 1.

As seen in transverse section, the greater part of the fossil is in an excellent state of preservation, although the central tissues have unfortunately disappeared. The most conspicuous part of the stem is the very wide stele (fig. 2, *st.*), which is 13 mm. in diameter. The stele is surrounded by a very wide thin-walled cortex, more of which is preserved on one side than on the other. At its widest the cortex is about 20 mm. thick, but even there it certainly does not represent the whole thickness of the stem. So far as it is present, the cortex is all thin-walled parenchyma except a narrow border at the very periphery of its widest part (fig. 2, *sc. C.*). At this region the cortical elements somewhat suddenly become thick-walled and brown-coloured. In all probability this represents the inner limit of an outer sclerotic cortical zone such as occurs in the other *Osmundaceæ*, both fossil and living. The inordinate width of the thin-walled inner cortex (fig. 2, *i.c.*) is a striking feature in our fossil.

The cortex is traversed on all sides by a very large number of departing leaf-traces, which arise from the stele in a close spiral. Here and there roots are also cut across in various directions as they pass outwards. Each leaf-trace is accompanied by a sheath of thin-walled inner cortex as it passes through the sclerotic zone (fig. 2, *A*). Unfortunately, our sections do not include the extreme periphery of the stem, and there is no indication of the leaf-bases becoming free from one another.

#### THE STRUCTURE OF THE XYLEM.

The xylem of the stele forms a broad and perfectly continuous ring surrounding a central empty space (fig. 2). At one point in the stele a portion of it has been torn away, but elsewhere the ring measures 1.8 to 1.3 mm. in thickness. It was undoubtedly still wider in the living condition, for its inner margin is bordered at many places by the remains of crushed and flattened elements (figs. 3 and 4, *x.*). Some six or seven series of these crushed elements are present, and if they were imagined to have retained their original form and size, the xylem ring would be about .9 mm. wider. Therefore the maximum width of xylem for which we have actual evidence is about 3.2 mm. But at the same time the complete ring is 12 mm. in diameter, and therefore there remains a space 5.6 mm. wide in the middle of the stele still unaccounted for.

There is no reason to believe that this actually represents an empty space in the living plant; on the other hand, it was doubtless occupied by some kind of tissue.

The xylem is composed of tracheides alone, without any trace of xylem parenchyma. The peripheral elements of the ring (figs. 3 and 4, *o. xy.*) are most distinctly smaller than the more central (figs. 3 and 4, *i. xy.*), and their average size increases gradually towards within until a certain point is reached not far from the inner margin of the ring. At this point a distinct change is noticeable in the general aspect of the xylem, owing to the presence of a number of conspicuously larger tracheides. In fact, two definite zones may be distinguished in the xylem ring, although the difference between the two kinds of xylem is not very pronounced in transverse section. In longitudinal section, however, the outer xylem zone is seen to consist of very elongated elements with slowly tapering and often very finely pointed ends (fig. 4, *o. xy.*), which appear to have undergone much sliding growth. On the other hand, the elements of the inner zone, and especially the larger ones, are comparatively short, and they are somewhat contorted in form (fig. 4, *i. xy.*). They are also more or less square-ended, with transverse or at most slightly oblique terminal walls. Wherever the flattened elements at the inner margin are sufficiently well preserved, they show the same characteristics as those of the inner xylem.

Close within the external periphery of the xylem ring occur some twenty to twenty-five well-defined mesarch groups of protoxylem, evenly distributed all round the stele (fig. 3, *prx.*, and fig. 11). These protoxylems are really the downward prolongations of the protoxylems of the leaf-traces, which are decurrent for some distance into the xylem of the stem, gradually dying out below. It is possible to regard the small elements that line the outer periphery of the stele as a continuous exarch protoxylem proper to the stem itself, and apart from the decurrent mesarch protoxylems of the leaf-trace. At the same time, however, they are rather large for protoxylem elements, and they do not differ in form or in the nature of their pitting from the contiguous elements of the metaxylem.

The mesarch protoxylems decurrent from the leaf-traces consist of a few very small tracheides, which are typically scalariform; that is to say, each of their walls has only one series of pits. On the other hand, the elements of the rest of the xylem have two or more vertical series of pits on almost every wall. It is only on the narrower walls, up to about  $40\ \mu$  broad, that a single series is found (fig. 5 *a*). A more frequent marking is that of two regular vertical series of more or less horizontally elongated oblong pits (figs. 5 *b* and *c*). The unpitted region separating the two series varies considerably in breadth, and should it exceed a certain limit, a third series of pits appears in the middle of the wall (fig. 5 *d*). The pits of this middle series are usually smaller and more irregular than those of the lateral, being oval or almost rounded in outline. More rarely three or even four regular series of pits, all similar in size and form, are met with (figs. 5 *e* and *f*). When the number of series is still greater the pits are usually quite irregular in arrangement and oval or elliptic in outline (figs. 5 *g* and *h*). In the large elements of the inner zone of xylem this irregularity in arrangement is so great and the pits are so numerous that the thickened part of the

97 3 61/2



wall separating them appears as a delicate reticulation. In fact, in this last case they might very well be described as porose. The end walls of the tracheæ are marked with the same pattern as the side walls. In the transverse section of this fossil the tracheal walls are represented in such a manner that a considerable amount of structural detail is visible in the substance of the wall itself. In its best state of preservation the tracheal wall is represented by a brown-coloured substance showing up in the matrix of the fossil. The brown tract is delimited from the cavities of the tracheides that it separates by very fine black lines. These are usually most conspicuous at the angles and at the unpitted regions of the wall (figs. 8 *b*, *c*, and *d*), but they are often more or less broken up, and may even be absent altogether. A varying number of thin black lines also occur in the median region of the brown tract that represents the wall (figs. 8 *a-d*). These are of different lengths and are separated from one another by the homogeneous brown substance of the tract in which they lie. Similar black lines also occur at the angles where three or more tracheæ meet (figs. 8 *a-d*). They may either meet at the very centre of the angle to form a three- or four-rayed figure, or they may delimit one or more sides of an angular mass of the homogeneous brown substance occupying that position. In either case they radiate out shortly into the walls that meet at the angle, but they never become continuous with the other dark lines that lie in the substance of these walls.

From comparison with longitudinal sections it is clearly seen that the longer of these black lines in the median region of the wall correspond to the several vertical series of pits. Thus, if there is one series of pits, there is a single long black line (fig. 8 *a*); if two or more series of pits, there are two or more black lines of equivalent length (fig. 8 *b*). Here, however, a difficulty arises, for very often a very short line is also present between the longer lines which correspond to the pit series, and this cannot be referred to any pit at all (figs. 8 *c* and *d*). In many parts of the fossil the walls sometimes appear to have become more or less disorganised and dissolved before fossilisation. This breaking down usually occurs in the middle of the wall, and affects either an unpitted region or else the middle series of pits (fig. 8 *f*). Sometimes the wall is broken down at several places, or even along its whole length (fig. 8 *e*). In these regions the brown-coloured substance is partially or entirely absent, and the wall is represented by a thin black line alone.

The peculiarities just described in *Zalesskya gracilis* and also others noted in the species of *Osmundites* dealt with in Part I. of this paper were so difficult to correlate with the generally accepted idea of the structure of a fern tracheide that a careful re-examination of the xylem of the living *Osmundaceæ* was rendered necessary. This investigation was carried out by one of us, and the results, which are here shortly summarised, will be published in detail as a separate paper in a forthcoming number of the *Annals of Botany*. Contrary to expectation, it was found that the middle substance of the mature wall separating two contiguous tracheæ is entirely wanting in the regions of the pitted areas. In fact, the middle lamella and the primary walls

of the young tracheæ only persist at the angles where the tracheæ meet and in the areas separating the vertical series of pits (fig. 6). The opposing bars of secondary thickening that separate the several pits of each vertical series are quite free from one another in the median vertical plane in the long axis of the wall. If there is only one series of pits, the opposing bars of the two contiguous tracheæ run freely across from one corner to the other without coming into contact with one another. If there are several vertical series of pits, the bars are cemented together by an intervening middle substance at the intervals between each series of pits.

In the transverse section of such a wall an empty space will be seen in the middle of its substance corresponding with the position of each vertical series of pits, whereas the angles and the intervals between the series of pits will be solid throughout (fig. 6). In applying these facts to the fossil *Osmundaceæ*, no difficulty is met with in the cases of *Osmundites Dunlopi*, *O. Gibbiana*, and *O. skidegatensis*. In these the walls are represented by their dark carbonaceous remains, and wherever detail is preserved their appearance fits in accurately with the description of the recent *Osmundaceæ* given above. This is best shown in *Osmundites skidegatensis* (fig. 7), where the transverse section of the tracheal wall shows two black bars separated by white spaces in the pitted regions, but connected up by a black mass in the unpitted regions and at the angles where the tracheæ meet.

We feel satisfied that in the living *Zalesskya gracilis* the tracheal wall also possessed the same structure, although it is somewhat masked in the fossil owing to some peculiarity in its method of fossilisation. Indeed, in some of the sections a structure similar to that of *Osmundites skidegatensis* is clearly present in the root-steles and leaf-traces (fig. 20). Elsewhere it appears that the disintegrated carbonaceous substance of the wall, during the processes of partial decay and fossilisation, has become redeposited on the surfaces of the wall, both on the internal surfaces of the lumens of the tracheæ and on the limiting surfaces of the empty spaces in the substance of the walls, producing the thin black lines referred to above. This still leaves the black lines at the angles and the short lines opposite unpitted areas in the wall unexplained. It does not seem probable that these represent cavities existing in the living material, but they may indicate the position of tracts of some less resistant substance than lignin in the tracheal wall, which, by its early decay after the death of the plant, formed cavities in the wall before actual fossilisation took place.

#### STRUCTURE OF PHLOEM AND CORTEX.

The xylem is surrounded by a continuous ring of phloem (figs. 3 and 9, *ph.*), separated from the tracheæ by a broad zone of some five to six layers of vertically elongated parenchymatous cells forming the xylem sheath (figs. 4 and 9, *xy. sh.*). Some of these cells are filled with a dark brown substance which sometimes appears granular, and the innermost often have their angles marked by dark lines similar to those that occur at the angles of the tracheæ. Probably the walls at these points were more or less



lignified, as is actually the case in the corresponding cells of *Osmunda cinnamomea*. The phloem ring is a broad one, and consists for the most part of large and conspicuous sieve-tubes (figs. 9 and 10), amongst which a few elements are interspersed which may be regarded as phloem parenchyma (fig. 10, *ph. par.*). These are much smaller than the sieve-tubes in size, and have somewhat firmer walls. The sieve-tubes were very elongated and tubular (fig. 4, *ph.*), with stout but somewhat soft walls, for in most places they are much distorted and often pressed flat, so that the lumen is almost obliterated. Where they are well preserved, a thin brown outline is visible inside the sieve-tube, suggesting a pellicle of some substance that has separated off from the wall and become more or less contracted and folded (fig. 10, *pel.*). It may have been the inner layer of the wall, or possibly represents the contents. No suggestion of a "porose layer" or a protophloem could be detected in any part of our sections, transverse or longitudinal. On the contrary, towards the outside, the phloem is directly continuous with a zone of four or five layers of parenchymatous cells, conspicuous in the fossil owing to the dense dark brown colour of their contents (figs. 4 and 9, *per.*). These contents are not homogeneous, but exhibit a curious vesicular structure varying in texture from a coarse foam to one so fine that it might almost be described as granular. The cells of this layer are angular in outline, and fit into one another without leaving intercellular spaces. Those of the innermost layers are comparatively small and vertically elongated; towards without they increase in size, becoming at the same time shorter, and thus they pass over gradually into the parenchyma of the inner cortex. This innermost zone must be regarded as a pericycle, although it is admittedly not marked off from the cortex by any definite single layer comparable to an endodermis. At the same time, the stele as a whole has a fairly sharp external contour, for the cells of the inner cortex distinguish themselves from those of the pericycle by the general absence of the dense brown contents and by the presence of well-marked intercellular spaces at the corners (fig. 3). The broad inner cortex consists of thin-walled parenchymatous ovoid or rounded cells, with intercellular spaces at the angles. In most of the cells the contents have been completely disintegrated, but a considerable number are filled with a brown vesicular substance similar to that described in the cells of the pericycle. Judging from the contents of the cells in a corresponding position in the recent *Osmundaceæ*, and also in some of the fossil forms (*Osmundites skidegatusensis*, *O. Dowkeri*), the vesicular masses probably represent aggregates of starch grains in various grades of decomposition. This is the more probable because in those parts of the cortex where the cells are best preserved the vesicular mass resolves itself into a number of separate contiguous spherical outlines.

At the periphery of the widest part of the cortex the cells gradually become narrower and somewhat more vertically elongated. At the same time their walls become much thicker and dark brown in colour (fig. 2, *Sc. C.*). This region doubtless represents the inner margin of a sclerotic outer cortex, the greater part of which is wanting in our specimen.

## THE LEAF-TRACE.

The leaf-trace departs from the stele of the stem in a perfectly protostelic manner. The protoxylem groups previously described (fig. 11) at the periphery of the xylem ring are all decurrent from the leaf-traces. The first sign of preparation for the departure of the leaf-trace is the appearance of a slight prominence on the periphery of the xylem ring opposite one of the mesarch protoxylems (figs. 12 and 13, *prx.*). Followed upwards, this develops into a broad, bluntly rectangular projection into which the protoxylem group passes (fig. 13). This projection gradually increases in size and eventually separates off as the xylem strand of a leaf-trace (fig. 14). While still enclosed within the phloem of the stem, the protoxylem of the leaf-trace is seen to be deeply mesarch, with a large amount of centripetal xylem on its adaxial side (fig. 14). Even after the leaf-trace as a whole has become completely free from the stele and has advanced some distance into the cortex, a considerable number of centripetal elements are still present (fig. 15, *a* and *b*).

In the close neighbourhood of the stele the transverse section of the xylem of the leaf-trace is oblong in outline, while the leaf-trace itself is oval (fig. 16). As it passes outwards both the xylem strand and the whole leaf-trace become curved round adaxially. This curvature gradually increases until in the outermost trace in our specimens the xylem strand has attained the form of a semicircle, while the leaf-trace itself is reniform (fig. 17). As the leaf-trace passes out the centripetal xylem gradually disappears, and by the time that the curve of the xylem strand has become at all pronounced it has entirely gone and the protoxylem is perfectly endarch (fig. 16, *prx.*). In a leaf-trace still further out the protoxylem group is seen to have divided, and in the outermost leaf-traces two or three protoxylem strands are present. No doubt the leaf-trace became still more curved and the protoxylems still more numerous in the outer region of the sclerotic cortex that is, however, wanting in our specimen.

The xylem of the leaf-trace is surrounded on all sides by a parenchymatous sheath two to four layers thick, and similar in appearance to the xylem sheath of the stem (fig. 16, *xy. sh.*). This tissue is followed by a continuous and well-developed zone of phloem consisting of large sieve-tubes and a few cells of phloem parenchyma. On the other hand, the closest examination failed to reveal any protophloem whatever, even on the abaxial side of the trace. While still in close proximity to the stele of the stem the leaf-trace is limited by a zone of some three or four layers of cells exactly similar in appearance to those that have been referred to as the pericycle in the stem. As the leaf-trace passes outwards, the contents of the inmost cells of this zone become less and less conspicuous, while those of the outermost layer become more dense and prominent. In fact, this layer gradually assumes the appearance of an endodermis (fig. 16, *en.*).

## THE ROOT.

The roots arise singly or in pairs upon the stem stele at points immediately below the departure of certain of the leaf-traces. Many traces, however, are not provided

with roots. The xylem strands of the roots are inserted upon the sides of those of the leaf-traces just as the latter separate from the xylem of the stem (fig. 18, *r. st.*). The roots run more or less horizontally through the cortex, taking a sinuous course and turning aside from time to time to avoid a leaf-trace or another root.

When about half-way through the inner cortex of the stem they obtain a cortex of their own, which consists for the most part of very thick-walled fibrous sclerenchyma (fig. 19, *sc. r.*). The cells are smallest and thickest at the outside; towards within they increase in size, while their walls diminish in thickness. The last one or two layers next the endodermis are comparatively thin-walled. The cells of the endodermis are tangentially elongated and filled with brown, densely granular contents (fig. 20, *en.*). It probably consists of a single layer of cells, but it is difficult to make sure of this, for the adjacent cells sometimes contain an exactly similar substance.

The xylem strand is diarch and oval, with a few very small protoxylem elements at the two ends. The xylem is surrounded by a parenchymatous sheath two or three cells thick, and this is followed by the phloem, which is in considerable quantity on the sides of the xylem. It is possible also to distinguish protophloem on the outside of the two phloem groups (fig. 20, *pr. ph.*). The phloem is separated from the endodermis by two or three layers of pericycle similar to that of the stem in general appearance.

*Locality.*—Mine Kluczersky, district of Bjelebei, government of Orenburg, Russia.

*Horizon.*—Upper Permian (P2 of Geological Table, p. 219). Specimen preserved in the Museum of the Institute of Mines, St Petersburg.

### *Zalesskya diploxylon*, Kidston and Gwynne-Vaughan, n.sp.

(Pl. IV. figs. 21–28.)

The general appearance of this fossil suggests that it has undergone a considerable amount of change after mineralisation, owing to the percolation of water through the stone. The sections were of a light fawn colour, much of the carbonaceous matter originally present having been removed. However, a certain amount of this has been redeposited in the form of minute granules, flakes, and specks, and in some parts of the fossil as large irregular aggregations. The substance of the fossil as it exists at present is very porose and friable.

The transverse section of the specimen is circular, with a diameter of about 3.5 cm. (fig. 22). There is a fairly large stele measuring 7 mm. across. The greater part of the xylem is still preserved, but unfortunately the more central elements of the stele have crumbled away, owing to the friable nature of the fossil. The xylem is surrounded by a rather conspicuous ring of phloem, visible to the naked eye, and this in turn by a very wide cortex entirely composed of thin-walled parenchyma. In our specimen the whole of the outer part of the stem, and also the mantle of persistent leaf-bases that probably coated the stem proper in the living plant, have not been preserved. It follows, therefore, that the surface of the fossil as shown in fig. 21 represents a

"*Knorria*" or partially decorticated condition of the actual stem. The true external surface of the stem, and still more so that of the coating of leaf-bases, would present a very different appearance. Numerous leaf-traces and root-steles are cut through on their way out through the cortex. The former arise in a close spiral upon the stele.

#### STRUCTURE OF THE STELE AND CORTEX.

As in *Zalesskya gracilis*, the xylem forms a perfectly continuous ring and the leaf-traces depart in a protostelic manner. The break in the xylem seen to one side of the stele (fig. 22) is obviously due to the crumbling away of the stone. This also accounts for the absence of tissue in the centre of the stele. Fig. 23 shows clearly that the broken inner margin is not the natural limit of the xylem, but the same tissue extended further in towards the centre of the stele. The whole mass of the xylem is 6.4 mm. in diameter, but the widest part of it still preserved only measures 2.5 mm. across. If, however, an equal amount of it had been preserved all round, the central area still unaccounted for would only be 1.4 mm. wide.

As in *Zalesskya gracilis*, xylem parenchyma is entirely absent, and two distinctly different regions can be observed in the xylem—a central and a peripheral (figs. 23 and 24). The contrast between the two kinds of xylem appears to be much more marked in *Zalesskya diploxylon* than in *Z. gracilis*, but this is perhaps due to the fact that we have so much more of the central xylem present in *Z. diploxylon* than in the other species. The elements of the outer xylem zone are very elongated, with more or less pointed ends. Those at its extreme periphery are not much smaller than the rest, but just where the outer zone borders on the central xylem there is a somewhat sudden and fairly distinct decrease in the general size of the elements (fig. 23, at *x*). The elements of the central xylem are much wider than those of the outer zone, and in longitudinal section the contrast between the two kinds of xylem is even more strongly marked than in the transverse (fig. 24). This is chiefly due to the fact that, in addition to being wider, the elements of the central xylem are also much shorter than those of the outer zone, and further, their terminal walls are transverse, or at most only slightly oblique (figs. 24 and 25). In fact, the tracheæ of the central xylem might well be described as inflated, oblong, or sack-shaped; some of the inner ones not being more than twice as long as broad.

The elements of both kinds of xylem have multiseriate pits, those of the outer zone having usually two vertical series of oblong pits; but in the central xylem as many as five regular series were observed. Where the pits are more numerous than this they are more or less irregularly arranged and the tracheæ have a reticulate or porose appearance. In spite of their parenchymatous and irregular form there is no doubt that even the inmost of the elements preserved belonged to the xylem, being in fact true pitted tracheæ. Further, we are strongly of the opinion that in the living plant similar elements filled up the whole of the vacant space that now occurs in the centre of the stele. In fact, we believe that the xylem was solid throughout.



As usual, the xylem is surrounded by a broad sheath of parenchyma some four to five layers thick (figs. 23 and 26, *xy. sh.*). Then follows a stout belt of phloem, consisting of from four to six layers of sieve-tubes without any intervening phloem parenchyma (fig. 26, *ph.*). The sieve-tubes are large and very elongated, and probably had fairly thick and firm walls, for in most parts of the section they have kept their form without much distortion. As in *Zalesskya gracilis*, nowhere in any of our sections is there any indication either of a protophloem or of any "porose layers." On the contrary, the large sieve-tubes abut directly upon a zone of parenchymatous cells occupying the position of a pericycle (fig. 26, *per.*). The latter is marked off from the cortex by an almost continuous ring of irregularly shaped aggregations of carbonaceous matter (fig. 26, *car.*), but no endodermis is recognisable.

The cortex consists throughout of oval or rounded parenchymatous cells with intercellular spaces at the corners. No remains of an outer sclerotic cortex have been left at any part of its periphery.

#### THE LEAF-TRACE.

The first sign of the departure of a leaf-trace from the stele is the appearance of a slight prominence on the surface of the xylem. This projection increases more and more towards above (fig. 27), until at last it is constricted off as the oblong xylem strand of the trace. In a leaf-trace some little distance from the stele the xylem strand is slightly reniform in outline, with a single median endarch adaxial protoxylem (fig. 28, *prx.*). The leaf-trace protoxylem is decurrent for some distance into the xylem of the stem as a mesarch strand, but it dies out much more rapidly than in *Zalesskya gracilis*. In fact, it has already disappeared by the time that the prominence of the leaf-trace xylem is no longer recognisable. In our sections the leaf-traces in closest proximity to the stele have all fallen out, so it could not be determined whether any centripetal xylem accompanied the leaf-trace from the stem stele or not.

As the leaf-trace passes outwards the curvature of its xylem strand gradually increases until in the outermost traces it has assumed the form of a low arch. At the same time the median protoxylem divides first of all into two and ultimately into several separate strands. The outline of the whole leaf-trace passes through a similar series of changes, although it always remains considerably less curved than its own xylem strand.

In several of the leaf-traces the tissues are fairly well preserved, and it can be made out that there are two or three layers of parenchyma separating the xylem from the phloem (fig. 28). The phloem, which completely surrounds the leaf-trace, is in greatest abundance in the median region on both sides of the trace, and particularly on the adaxial side, where it may consist of as many as six or seven layers of sieve-tubes. As in the stem, it appears to consist of sieve-tubes only without any phloem parenchyma. The preservation was not sufficiently good to determine the presence or absence of a protophloem. Around the phloem are three or four layers of cells, which may be



regarded as a pericycle, and the limit of the whole leaf-trace is marked by a ring of black carbonaceous matter (fig. 28, *car.*).

#### THE ROOT.

The roots arise singly or in pairs directly on the stele. Their xylem strands are attached directly to the xylem of the stele in a line with, but below, the point of departure of a leaf-trace xylem. On their way through the cortex they first of all run towards the apex of the stem (fig. 22, *r.*), and then they turn outwards and their course becomes very irregular. Their xylem strands are diarch, and they do not attain a cortex of their own, so far as could be observed in our specimen.

*Locality.*—Found in the same collection as *Zalesskya gracilis*, Eichwald, sp., but without label. The specimen is, however, believed to have come from the same locality.

Specimen preserved in the Museum of the Institute of Mines, St Petersburg.

 *Zalesskya*, n.g.

Fern stems of considerable size. Leaves spirally arranged. Axis occupied by a single central protostele. Xylem forming a stout continuous ring, or solid to the centre. Xylem differentiated into two regions—a peripheral zone of normal tracheæ and a more central region of short, wide vesicular elements. Tracheæ with multiseriate pits. Phloem well developed, separated from the xylem by a stout xylem sheath. Protophloem and porose layers absent. Stele surrounded by a *very wide* parenchymatous cortex; outer cortex probably sclerotic. Leaf-trace and its xylem strand at first ovoid in transverse section, with a median mesarch protoxylem near the adaxial side; further out horse-shoe shaped, with the concavity adaxial and with several endarch protoxylems.

#### GENERAL CONSIDERATIONS.

The most interesting points brought to light by the investigation of the genus *Zalesskya* are, first of all, the absolute confirmation of the occurrence of a completely continuous and perfectly protostelic xylem ring in the vascular anatomy of the *Osmundaceæ*, and, secondly, the marked distinction that exists between the elements of the peripheral and those of the more central regions of the xylem. The peripheral xylem zone is obviously represented in the recent *Osmundaceæ* by the ring of xylem strands that occurs in the stele, but the central xylem, with its short, wide reticulate or porose elements, appears to have been lost in the existing forms.

As regards *Zalesskya diploxylon*, at any rate, we feel convinced that the central xylem occupied the whole of the centre of the stele in the living plant. Further, we accept the deduction suggested by this conclusion, *that the vascular anatomy of the Osmundaceæ must be derived from a protostele with a solid central homogeneous*

*xylem mass*. In fact, these fossils seem to disclose some of the steps by which the transition actually took place. In *Zalesskya diploxylon* the central tracheæ have become short and wide, and seem to have changed their water-carrying function for one of water-storing. In the recent and the more advanced forms they have become still further modified, and, losing all trace of their original tracheal nature, they have given rise to a thin-walled parenchymatous pith. From this point of view it is clear that *the central ground-tissue of the recent Osmundaceæ must be regarded as phylogenetically derived by modification from the central xylem of a solid protostele, and that primitively it had no relation or connection with the cortex whatever*. The vascular anatomy of the *Lepidodendrea* and *Sigillaria* provides an instructive and closely parallel series of developments. A similar advance is made, starting from a homogeneous solid mass of xylem (*L. rhodumnense*, etc.), through such a form as *L. vasculare*, which has a pith intermingled with short isodiametric tracheæ, leading on to forms with a pure pith (*L. Harcourtii*, etc.). The next stage is the partial breaking up of the narrow xylem ring as seen in *Sigillaria spinulosa* (SCOTT, *Studies in Fossil Botany*, p. 200), until finally a stage is reached in which the xylem strands are completely separate from one another, as in *Sigillaria Menardi* (BRONGNIART, *Observations sur la Structure du Sigillaria elegans*, pl. xxv., figs. 3 and 4; pl. xxvii., fig. 1). At this point reference should be made to an interesting observation by SEWARD and FORD in their paper on the anatomy of *Todea* (*Trans. Linn. Soc. Lond.*, vol. vi., pt. 5, 1903, pp. 248 and 249). They record the occasional occurrence of short, wide tracheæ with reticulate thickenings at the inner margins of the xylem strands of *Todea superba* and *T. hymenophylloides*. The former is figured on pl. xxix., figs. 30 and 31. These elements may perhaps be regarded as the vestigial remains of the ancestral central xylem.

The peripheral tissues of the stele in the living *Osmundaceæ* possess some special characters of exceptional interest and peculiar to the order—in particular, the absence of a true protophloem and the presence of the so-called “porose layers” on the outside of the metaphloem. In *Zalesskya* both these tissues are absent, and the large sieve-tubes of the metaphloem abut directly upon a zone of parenchyma that we have called the pericycle. It appears, therefore, that the porose layers are a relatively late development, and that SEWARD and FORD are right (*l.c.*, p. 242) in regarding it as derived from the pericycle. In the Osmundaceous affinity the phloem of the stem has never become differentiated into protophloem and metaphloem, not even in the most advanced forms. On the other hand, a well-developed protophloem is present in the leaf-trace of the recent genera and also in *Osmundites skidegatensis*.

As regards the zone of tissue that we have called the pericycle in these two fossils, it only deserves the name in virtue of its position. No real delimitation is possible between its cells and those of the inner cortex, and there is no definite layer that can be identified as an endodermis. In fact, the state of affairs in these primitive forms would be best expressed by saying that the phloem of the stele was surrounded by a narrow

sheath formed by slightly specialised cells of the inner cortex. An endodermis might have been demonstrable in the living plant as in the modern genera, and whenever it is present it must have been differentiated from the outer cells of this sheath, which may account for the slight irregularities which it frequently shows in the recent forms. These observations on the phloem and pericycle are, of course, far too limited to do more than provide mere suggestions as to the origin of these tissues. A complete knowledge of this region of the stele in other primitive members of the order is necessary before any confident conclusions can be reached.

Owing to the decorticated nature of our specimens, it is unfortunately impossible to say whether the base of the petiole possessed stipular wings or not, and no comparisons can be made with the structure of the petiole in the other members of the *Osmundaceæ*. It should be mentioned, however, that in *Zalesskya* there is no alternation of scale-leaves and foliage-leaves such as occurs in the recent genera and in the Jurassic representatives *Osmundites Dunlopi* and *O. Gibbiana*. The mesarch position of the protoxylem in the leaf-trace when still in close proximity to the stem stele is, we believe, a point of considerable importance; but since another Osmundaceous fossil to be described in the next part of this paper promises to throw some light upon the point, it will be best to leave it over for future consideration.\*

#### DESCRIPTION OF FIGURES.

Figs. 8 *a-f* are from drawings; all the others are from untouched photographs.

The following lettering is used throughout: *xy.*, xylem; *prx.*, protoxylem; *ph.*, phloem; *S.T.*, sieve-tubes; *per.*, pericycle; *C.*, cortex; *l.t.*, leaf-trace; *r.*, root.

#### PLATE I.

Fig. 1. *Zalesskya gracilis*. External surface of the whole fossil. Nat. size. (Photograph by Mons. R. Koch; forwarded by Mons. M. Zalessky.)

Fig. 2. *Zalesskya gracilis*. A complete transverse section. *st.*, stele; *Sc. C.*, sclerotic cortex; *i. C.*, parenchymatous cortex; *A.*, tract of inner cortex accompanying the leaf-trace through the sclerotic outer cortex.  $\times$  about  $2\frac{1}{2}$ . (Slide 1253.)

Fig. 3. *Zalesskya gracilis*. Portion of the vascular ring in transverse section. *o. xy.*, outer xylem; *i. xy.*, inner xylem. The black band at *x* represents crushed tracheides.  $\times 30$ . (Slide 1253.)

#### PLATE II.

Fig. 4. *Zalesskya gracilis*. The vascular ring in longitudinal section. *xy. sh.*, xylem sheath.  $\times 30$ . (Slide 1258.)

Fig. 5. *Zalesskya gracilis*. Surface views of the tracheal walls as seen in longitudinal section. *a*, a single vertical series of pits; *b*, two such series; *c*, two series widely separated; *d*, three series, the median one being smaller than the lateral; *e*, three series all similar; *f*, four equal series; *g*, reticulate or porose pitting; *h*, terminal wall between two reticulate or porose elements.  $\times 250$ . (Slides Nos. 1255, 1256, 1257, 1258.)

\* We beg to acknowledge our indebtedness to the Executive Committee of the Carnegie Trust for a grant to defray the cost of the plates illustrating Parts I. and II. of this paper.

Fig. 6. *Osmunda cinnamomea*. Wall between two xylem elements.  $\times 600$ .

Fig. 7. *Osmundites skidegatensis*. Transverse section of the xylem showing the structure of the walls of the tracheæ.  $\times 180$ . (Slide 1251.)

Fig. 8. *Zalesskya gracilis*. Transverse sections of the walls of the xylem elements. *a*, a single series of pits, each represented by a black line in the substance of the wall; *b*, two series of pits; *c*, ditto with an additional small black line; *d*, three series of pits with additional small black lines; *e* and *f*, imperfectly preserved walls.  $\times$  about 600.

## PLATE III.

Fig. 9. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the peripheral tissues of the stele. *xy. sh.*, zone of parenchyma separating xylem from phloem; *in. c.*, inner cortex.  $\times 50$ . (Slide 1252.)

Fig. 10. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the phloem; *S. T.*, sieve-tubes; *pel.*, pellicle within the sieve-tubes; *ph. par.*, phloem parenchyma; *xy. sh.*, xylem sheath.  $\times 260$ . (Slide 1252.)

Fig. 11. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the periphery of the xylem showing a mesarch protoxylem group.  $\times 80$ . (Slide 1253.)

Fig. 12. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the periphery of the xylem showing the first indication of the departure of a leaf-trace.  $\times 30$ . (Slide 1253.)

Fig. 13. *Zalesskya gracilis*. The departing leaf-trace at a point higher up than that shown in fig. 12.  $\times 30$ . (Slide 1235.)

Fig. 14. *Zalesskya gracilis*. The leaf-trace with its xylem just free from the xylem of the stele.  $\times 30$ . (Slide 1252.)

Fig. 15 *a* and *b*. *Zalesskya gracilis*. Transverse sections of two different leaf-traces in close proximity to the stele. The protoxylem is still mesarch.  $\times 40$ . (Slide 1253.)

Fig. 16. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of a leaf-trace some distance out in the cortex. *xy. sh.*, xylem sheath; *ad. ph.*, adaxial phloem; *ab. ph.*, abaxial phloem; *en.*, endodermis.  $\times 90$ . (Slide 1253.)

Fig. 17. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of one of the outermost leaf-traces in the specimen.  $\times$  about 12. (Slide 1253.)

Fig. 18. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the periphery of the stele showing the departure of the root steles; *r. st.*, root steles.  $\times 20$ . (Slide 1252.)

Fig. 19. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of a root when still in the cortex of the stem; *sc. r.*, sclerotic cortex of root.  $\times 22$ . (Slide 1260.)

Fig. 20. *Zalesskya gracilis*. Transverse section of the stele of the same root more highly magnified. *pr. ph.*, protophloem; *en.*, endodermis.  $\times 110$ . (Slide 1260.)

## PLATE IV.

Fig. 21. *Zalesskya diploxylon*. External surface of the specimen. Nat. size. (Photograph by Mons. R. Koch; forwarded by Mons. M. Zalessky.)

Fig. 22. *Zalesskya diploxylon*. A complete transverse section of the specimen. *st.*, stele.  $\times$  about  $2\frac{1}{2}$ . (Slide 1268.)

Fig. 23. *Zalesskya diploxylon*. Transverse section of a portion of the stele. *o. xy.*, outer xylem; *cen. xy.*, central xylem; *x.*, inner limit of outer xylem zone.  $\times 30$ . (Slide 1268.)

Fig. 24. *Zalesskya diploxylon*. Longitudinal section of the stele. Lettering as in fig. 23.  $\times$  about 14. (Slide 1271.)

Fig. 25. *Zalesskya diploxylon*. Longitudinal section of a portion of the central xylem.  $\times 35$ . (Slide 1271.)

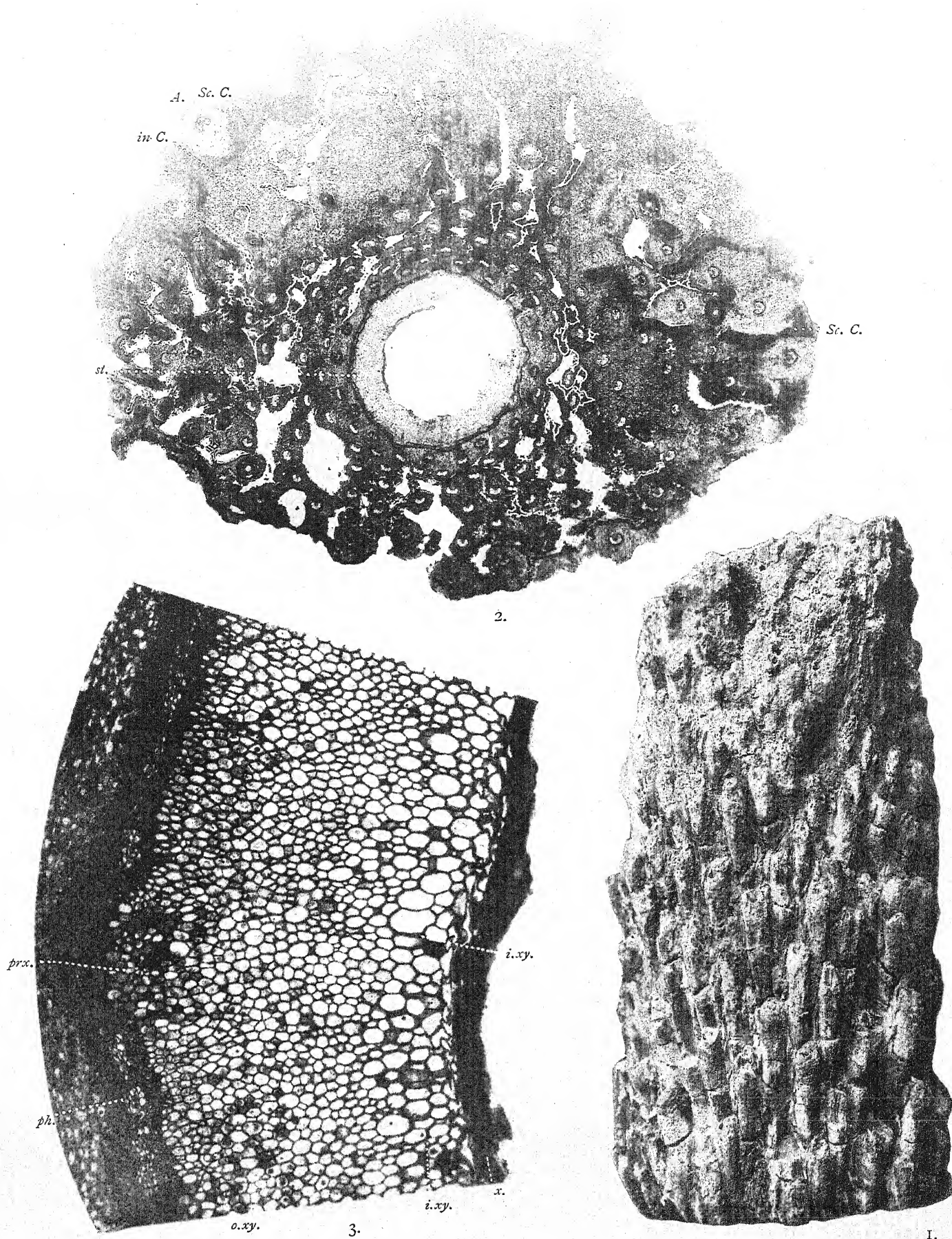
Fig. 26. *Zalesskya diploxylon*. Transverse section of the peripheral tissues of the stele. *car.*, zone of carbonaceous matter.  $\times 65$ . (Slide 1268.)

Fig. 27. *Zalesskya diploxylon*. Transverse section of the periphery of the stele showing a departing leaf-trace.  $\times 30$ . (Slide 1268.)

Fig. 28. *Zalesskya diploxylon*. Transverse section of a leaf-trace in the cortex of the stem. *ad. ph.*, adaxial phloem; *ab. ph.*, abaxial phloem; *car.*, ring of carbonaceous matter.  $\times 30$ . (Slide 1269.)



KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PART II. PLATE I.

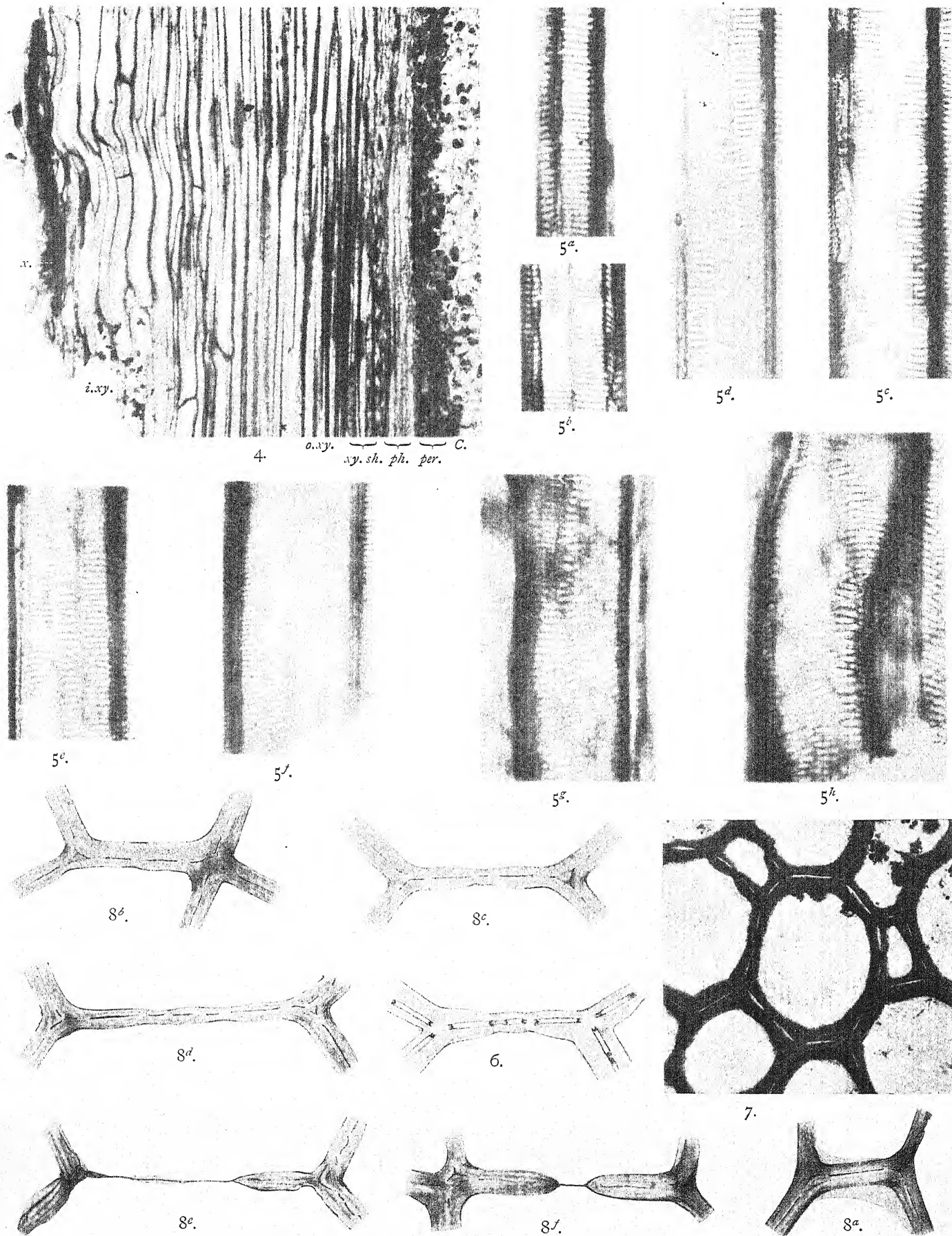


ZALESSKYA GRACILIS. Eichwald sp.





KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PART II. PLATE II.



Figs. 4, 5. *ZALESSKYA GRACILIS*. Eichwald sp.

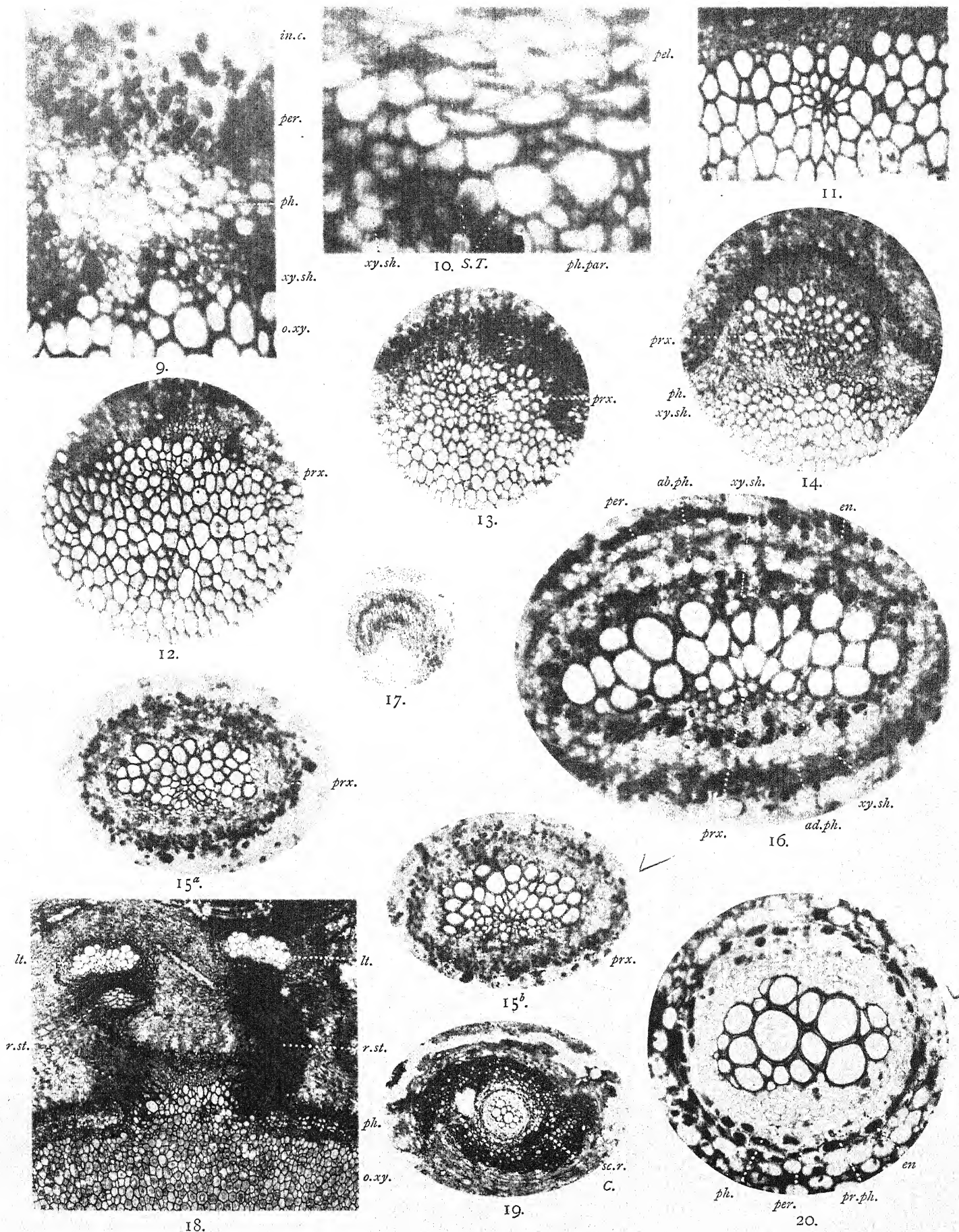
Fig. 7. *OSMUNDITES SKIDEGATENSIS*. Penhallow.

Fig. 6. *OSMUNDA CINNAMOMEA*. Linn.

Fig. 8. *ZALESSKYA GRACILIS*. Eichwald sp.



KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PART II. PLATE III.



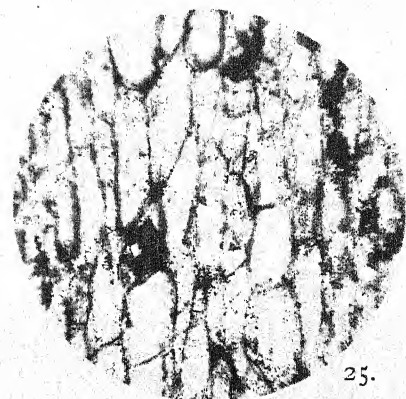
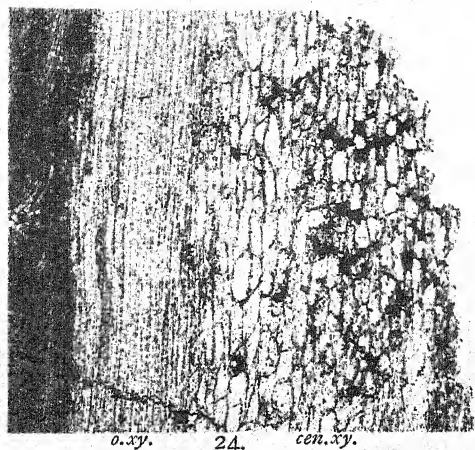
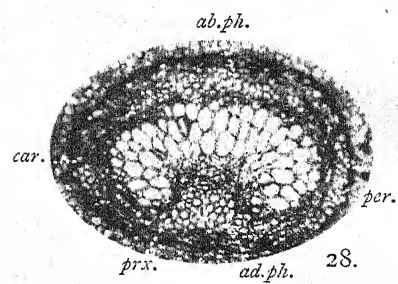
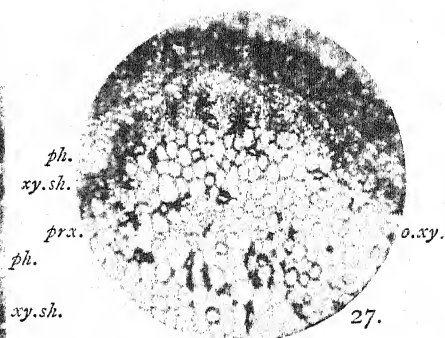
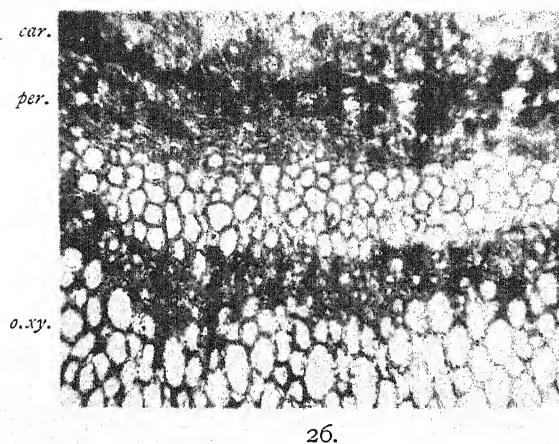
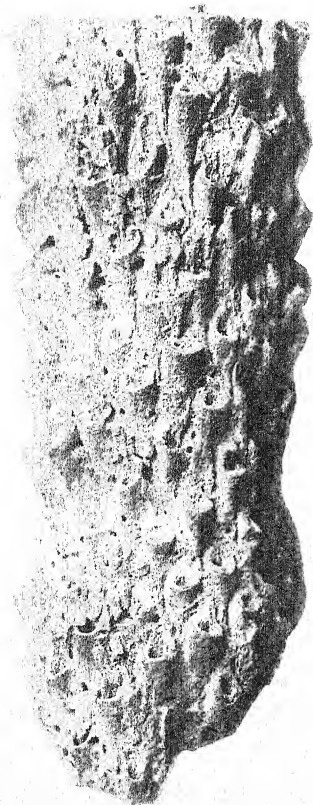
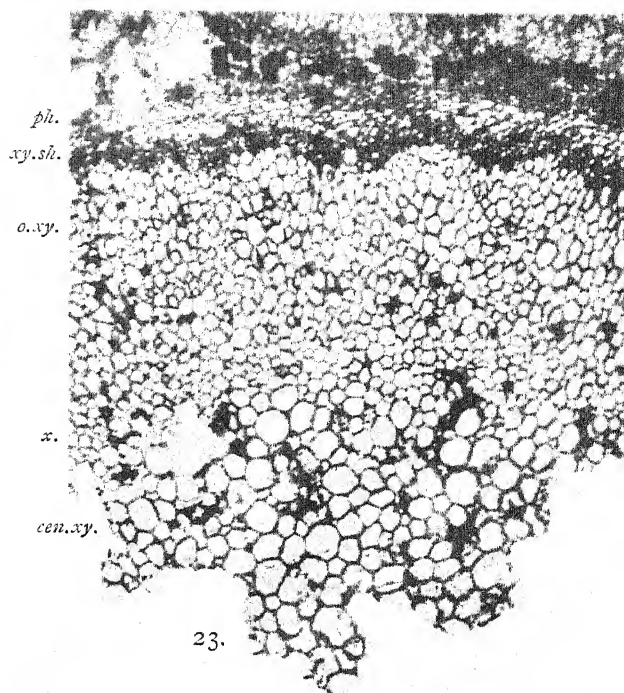
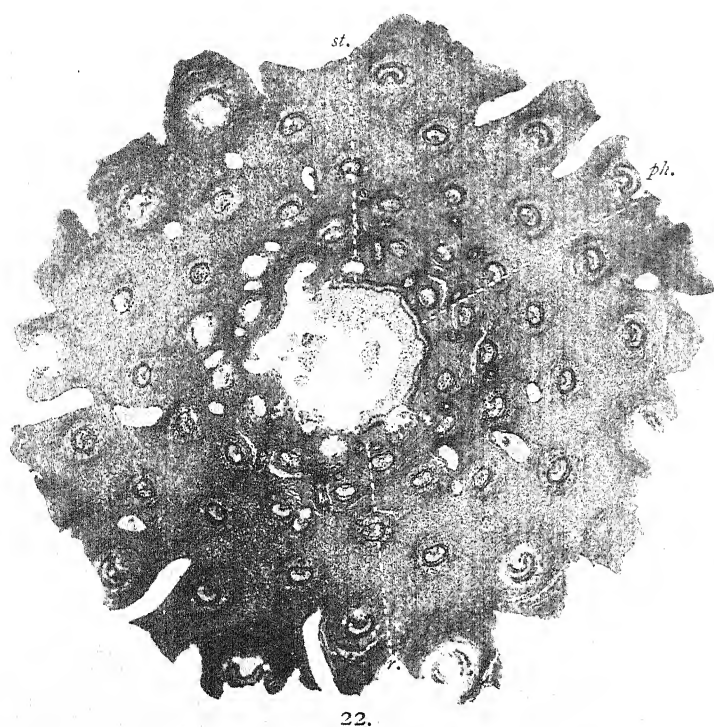
ZALESSKYA GRACILIS. Eichwald sp.







KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PART II. PLATE IV.



The University Library,  
ALLAHABAD. *K* *SP*  
—  
Accession No. ~~97308~~ *Bot.*  
*97361/2*  
Call No. ....

(Form No. 28 L 10,000—47A)





The TRANSACTIONS of the ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH will in future be Sold  
at the following reduced Prices:—

Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.	Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.
VI.	£0 11 6	£0 9 6	XXXIX. Part 1.	£1 10 0	£1 3 0
VII.	0 18 0	0 15 0	" Part 2.	0 19 0	0 14 6
VIII.	0 17 0	0 14 0	" Part 3.	2 3 0	1 11 0
IX.	1 0 0	0 17 0	" Part 4.	0 9 0	0 7 0
X.	0 19 0	0 16 0	XI. Part 1.	1 5 0	0 19 0
XI.	0 14 6	0 12 0	" Part 2.	1 12 6	1 5 6
XII.	0 14 6	0 12 0	" Part 3.	1 6 0	0 19 6
XIII.	0 18 0	0 15 0	" Part 4.	1 0 0	0 16 0
XIV.	1 5 0	1 1 0	XLI. Part 1.	1 1 0	0 15 9
XV.	1 11 0	1 6 0	" Part 2.	1 9 6	1 2 0
XX. Part 1.	0 18 0	0 14 0	" Part 3.	2 5 0	1 13 6
XXII. Part 2.	0 10 0	0 7 6	XLII.	2 2 0	1 11 0
" Part 3.	1 5 0	1 1 0	XLIII.	2 2 0	1 11 0
XXVII. Part 1.	0 16 0	0 12 0	XLIV.	<i>Not yet published.</i>	
" Part 2.	0 6 0	0 4 6	XLV. Part 1.	1 9 0	1 2 0
" Part 4.	1 0 0	0 16 0	" Part 2.	1 7 0	1 0 0
XXVIII. Part 1.	1 5 0	1 1 0	" Part 3.	1 13 9	1 5 3
" Part 2.	1 5 0	1 1 0	" Part 4.	0 4 6	0 3 6
" Part 3.	0 18 0	0 13 6			
XXIX. Part 1.	1 12 0	1 6 0			
" Part 2.	0 16 0	0 12 0			
XXX. Part 1.	1 12 0	1 6 0			
" Part 2.	0 16 0	0 12 0			
" Part 3.	0 5 0	0 4 0			
" Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXI.	4 4 0	3 3 0			
XXXII. Part 1.	1 0 0	0 16 0			
" Part 2.	0 18 0	0 13 6			
" Part 3.	2 10 0	1 17 6			
" Part 4.	0 5 0	0 4 0			
XXXIII. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
" Part 2.	2 2 0	1 11 0			
" Part 3.	0 12 0	0 9 6			
XXXIV.	2 2 0	1 11 0			
XXXV.*Part 1.	2 2 0	1 11 0			
" Part 2.	1 11 0	1 3 6			
" Part 3.	2 2 0	1 11 0			
" Part 4.	1 1 0	0 16 0			
XXXVI. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
" Part 2.	1 16 6	1 7 6			
" Part 3.	1 0 0	0 16 0			
XXXVII. Part 1.	1 14 6	1 5 6			
" Part 2.	1 1 0	0 16 0			
" Part 3.	0 16 0	0 12 0			
" Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXVIII. Part 1.	2 0 0	1 10 0			
" Part 2.	1 5 0	0 19 0			
" Part 3.	1 10 0	1 3 0			
" Part 4.	0 7 6	0 5 8			

\* Vol. XXXV., and those which follow, may be had in Numbers, each Number containing a complete Paper.

January 1908.—Volumes or parts of volumes not mentioned in the above list are not for the present on sale to the public. Fellows or others who may specially desire to obtain them must apply direct to the Society. As the Society reprints from time to time parts of its publications which have become scarce, the absolute correctness of this list cannot be guaranteed beyond this date.



TRANSACTIONS  
OF THE  
ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

---

VOLUME XLVI. PART II.

---

8. *On the Histology of the Ephedrea, with Special Reference to the Value of Histology for Systematic Purposes.* By R. J. D. GRAHAM, M.A., B.Sc. (With Three Plates.) Price: to Public, 1s. 6d.; to Fellows, 1s. 1½d. (Issued February 20, 1908.)
9. *On the Fossil Osmundaceæ.* Part II. By R. KIDSTON, F.R.S. L. & E., F.G.S., Foreign Mem. K. Mineral. Gesell. zu St Petersburg; and D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A., F.L.S., Lecturer in Botany, Birkbeck College, London. (Plates I.-IV.) Price: to Public, 2s. 8d.; to Fellows, 2s. (Issued March 27, 1908.)

[For Prices of previous Volumes and Parts see page 3 of Cover.]

TRANSACTIONS  
OF THE  
ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

VOL. XLVI.—PART III.—(No. 23).

---

ON THE FOSSIL OSMUNDACEÆ.

PART III.

BY

R. KIDSTON, LL.D., F.R.S. L. & E., F.G.S., AND  
D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A., F.L.S.

[PLATES I.-VIII.]

EDINBURGH:

PUBLISHED BY ROBERT GRANT & SON, 107 PRINCES STREET,  
AND WILLIAMS & NORGATE, 14 HENRIETTA STREET, COVENT GARDEN, LONDON.

MDCCCXCIX.

*Price Three Shillings and Sixpence.*





XXIII.—On the Fossil Osmundaceæ. By R. Kidston, LL.D., F.R.S. L. & E., F.G.S., Foreign Mem. K. Mineral. Gesell. zu St Petersburg; and D. T. Gwynne-Vaughan, M.A., F.L.S., Lecturer in Botany, Birkbeck College, London. (Plates I.–VIII.)

(MS. received November 23, 1908. Read January 4, 1909. Issued separately January 23, 1909.)

### PART III.\*

We have already referred in the second part of this series to the opinions held by various authors as to the systematic position of the genera *Thamnopteris*, *Bathypteris*, and *Anomorrhæa*, and have given in detail the reasons that have induced us to adopt these names for the specimens included in these genera (*cf.* Part II., p. 213). It is therefore unnecessary for us to deal any further with the historical aspect of the matter in the present communication, and we will at once proceed to the description of the structure of the Fern stems in question.

#### *Thamnopteris*, Brongniart.

1849. *Tableaux des genres de végét. foss.*, p. 35.

#### *Thamnopteris Schlechtendalii*, Eichwald, sp.

(Pls. I.–V.)

1842. *Anomopteris Schlechtendalii*, Eichwald, *Urwelt Russlands*, Heft ii., St Petersburg, pp. 163–180, pl. iv. figs. 3, 4, and 5.†

1849. *Thamnopteris Schlechtendalii*, Brongt., *Tableaux des genres des végét. foss.*, pp. 35–36.

1850. *Sphalmopteris Schlechtendalii*, Unger, *Genera et species*, p. 195.

1860. *Sphallopteris Schlechtendalii*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 93, pl. iii. figs. 2 and 3, and pl. xx. figs. 2 and 5.‡

1869. *Thamnopteris Schlechtendalii*, Schimper, *Traité de paléont. végét.*, vol. i., p. 701.

A photograph sent to us by Mons. ZALESSKY, showing the external characters of the type specimen, is figured half natural size in Pl. II. fig. 2. The portion presented to us for examination by Mons. TSCHERNYSCHEW was cut from the upper part of this specimen, and is figured natural size in Pl. II. fig. 3. It comprised about two-thirds of the total circumference of the complete specimen (*cf.* Pl. I. fig. 1), which must have measured about 12 cm. across its greatest diameter. The exposed surface of the fossil does not exhibit the true external surface of the original stock. It

\* Part I., *Trans. Roy. Soc. Edin.*, vol. xlv., part iii. (No. 27), pp. 759–780, pls. i.–vi., 1907. Part II., *idem*, vol. xlvi., part ii. (No. 9), pp. 213–232, pls. i.–iv., 1908.

† The specimens figured came from the “grès cuivreux” of Kamskowatkinsk, government of Wjatka.

‡ The specimens figured came from the “grès cuivreux” of Bjelebei.



will become evident from the subsequent description that an unknown amount of its coating of leaf-bases has been removed from it. Each leaf-base is clearly delimited on the surface of the fossil, owing to the more persistent nature of the sclerotic tissues of the petiole; and in some of them, for similar reasons, the horseshoe-shaped leaf-trace is also clearly visible. The spirally arranged leaf-traces increase in size quite gradually towards without, not being interrupted by zones of reduced scale leaves as in the living and in certain fossil *Osmundaceæ* (fig. 1). Numerous stout roots are seen here and there boring their way through the leaf-bases in various directions. Impressions of these roots are also to be seen on the outer surface of the fossil, whose arrangement suggests that they frequently branched while still embedded in the petiolar coating, as they also do in the living *Osmundaceæ* (fig. 4). *Osmunda cinnamomea* presents an extreme case of this root-branching, as may be seen in fig. 5 *a* and *b*, which is a photograph of a portion of a branch system dissected out.

#### THE HISTOLOGY OF THE STEM.

The transverse section of our specimen (fig. 1) shows that the plant possessed a large central stele 13 mm. wide. The xylem mass alone measures 11 mm. in diameter, and it consists of two distinct regions. There is an outer ring of normal tracheæ surrounding a central mass of xylem elements of a very special and peculiar type (fig. 1, *o. xy.* and *c. xy.*). These central elements constitute the greater part of the xylem mass, forming a core about 8 mm. in diameter; the width of the outer xylem ring being therefore about 3 mm. The peripheral contour of the whole xylem is somewhat uneven, owing to the progressive increase in prominence of the departing leaf-trace xylems. On the outside of the stele there is a wide parenchymatous inner cortex, the tissue of which has become almost completely disorganised (fig. 1, *i. c.*). This is followed by a somewhat narrower zone of sclerotic outer cortex (fig. 1, *sc. C.*), which by its deep brown colour forms a prominent feature of the fossil and also marks the limit of the stem proper, which is about 50 mm. in diameter. The remainder of the specimen consists of a thick sheath of adpressed and more or less conerescent petiole bases. Only the inner portion of this petiolar coating is present in our specimen, which is bordered by well-preserved fragments of still more peripheral petioles. Its total extent can only be conjectured, but in the living plant it was probably of considerably greater width.

To return to the stele. The whole mass of the xylem is entirely without any admixture of parenchyma. The elements of the outer xylem zone are very elongated, sharp-pointed tracheæ with regular multiseriate pits (figs. 6-9). The pits are transversely elongated, and two, three, or four vertical series usually occur on the same facet of the tracheal wall (fig. 10). Five or even six series are also occasionally met with, but simple scalariform tracheæ with a single series of pits on each wall are very rare. The tracheæ diminish slightly in size towards the periphery, without,

however, becoming conspicuously small, and even the outermost possess the same kind of pitting as the rest. Elements with small lumens also appear to be scattered throughout the outer xylem, but longitudinal sections show that these are really due to the transversely cut ends of the tapering tracheæ. The only definite protoxylem elements to be observed in the stem stele are those decurrent from the leaf-traces which form more or less deeply immersed groups at various points in the ring of outer xylem (fig. 6). These protoxylem strands consist of small tracheæ with a single series of scalariform pits on their walls, and they die out gradually below without joining on to one another.

The central xylem is sharply marked off from the outer xylem ring both as seen in transverse and in longitudinal section (figs. 6 and 7). The strong contrast it makes with the outer xylem is due to the fact that it consists of short and wide elements very irregular in shape, but on the whole more or less vesicular or sack-like (fig. 11). In transverse section some of these elements appear to be thinner walled than the rest, in particular towards the central region; but longitudinal sections show clearly that the whole of the central xylem consisted originally of entirely similar tracheal elements, and that these apparent differences are the result of variation in the amount of decay undergone by the parts in question before mineralisation. The short tracheal elements of the central xylem were no doubt thinner walled than those of the outer xylem ring, and possibly also less lignified, and they further differed in the nature of their pitting. The distribution of their pits is completely irregular, and they can only be described as reticulate (figs. 12 and 13). It is instructive to contrast these figures with those of the more regular "porose" tracheæ of the central xylem of *Zalesskya gracilis* shown in figs. 5, *g* and *h*, Pl. II., in Part II. of this series. All the elements of the xylem, both central and peripheral, are really vessels, the pits being actual perforations. In the reticulate elements each pit represents a distinct and separate perforation; but when the pits are in regular vertical series all the pits of one series communicate with one another by a split or empty space in the substance of the wall, as is also the case in the other *Osmundaceæ* both recent and fossil.\* In *Thamnopteris* the xylem is preserved in such a way that the holes in the middle of the wall appear as light-coloured spaces enclosed in dark-coloured bars that represent the solid regions, giving an effect similar to that we have already figured in *Osmundites skidegatensis* (Part II., Pl. II. fig. 7).

We have no doubt that in the living plant the xylem was quite solid and continuous up to the very centre, although in our sections there is a small central area unoccupied by tissue. Indeed, in the section represented by fig. 6 it is evident that if the more central elements were freed from contraction and restored to their original form and dimensions they would suffice to completely fill up the area in question.

\* D. T. GWYNNE-VAUGHAN, "On the Real Nature of the Tracheæ in the Ferns," *Ann. Bot.*, vol. xxiii. (No. 87), pp. 517-523, Pl. xxviii., 1908.

As regards the peripheral tissues of the stele, there is a stout "xylem sheath" of some six to eight layers of parenchyma (figs. 6 and 8, *xy. sh.*). This is succeeded by a wide belt of phloem consisting of four to six layers of large and conspicuous sieve-tubes without any intervening phloem parenchyma (figs. 6 and 8, *ph.*). On the outside of the phloem the tissues are less well preserved, but they are sufficiently clear to demonstrate the complete absence both of a protophloem and of the porose layers that characterise the recent *Osmundaceæ*. The absence of the protophloem is rendered all the more sure since this tissue is distinctly recognisable in the free leaf-traces, as will be shown later on. The pericycle abuts directly on the large sieve-tubes, and is about five layers thick (figs. 6 and 8, *per.*). It is well delimited from the cortex by a dark band of broken-up cells, which no doubt represent the remains of the lignified walls of the endodermis. It probably consisted of a single layer of cells, although at some points two layers of cells seem to have been endodermal in character (figs. 6 and 8, *en.*).

The inner cortex consists of ordinary thin-walled parenchyma, and is very poorly preserved. The outer cortex, on the other hand, is heavily sclerotic, and in transverse section its elements appear as very thick-walled cells with rounded lumens (fig. 14). They are not, however, fibrous, but in longitudinal section are seen to be short and oblong with bluntly rounded ends not more than four or five times as long as broad (fig. 15).

#### THE DEPARTURE OF THE LEAF-TRACE.

The leaf-trace departs in a typically protostelic manner, precisely as that of *Zalesskya gracilis*.<sup>\*</sup> It is therefore unnecessary for us to redescribe the process here, the departure being sufficiently illustrated by the figures 16 and 17 on Pl. III. While still within the endodermis of the stem the xylem strand of the leaf-trace is shortly oblong with rounded ends, and it contains a single deeply immersed almost central strand of protoxylem (fig. 18). It retains the same form for some time even after the leaf-trace has become free from the stem stele (fig. 19), and then it gradually becomes more or less elliptic as it passes outwards. At about this stage some of the centripetal tracheæ in front of the protoxylem strand on the adaxial side cease to occur, and are replaced by thin-walled parenchymatous cells (fig. 20). To put it in another way, these tracheæ are not succeeded above by other tracheæ but by parenchyma. In fact, the xylem stops short at this point, and as a result a small isolated island of parenchyma is now found on the adaxial side some little distance in front of the actual protoxylem group (fig. 21). As the leaf-trace passes out this island gradually enlarges (fig. 22) until at length even the most adaxial tracheæ stop short and the island becomes converted into a bay open on the adaxial side (fig. 23). The disappearing centripetal tracheæ do not all stop short at the same time, but some are continued upwards beyond the rest as isolated elements in the parenchyma of the bay (fig. 24). This bay then gradually becomes more and more open, and at the same time the leaf-

<sup>\*</sup> Part II., p. 225.



trace as a whole becomes wider. While these changes are going on the single protoxylem group spreads itself out over the inner margin of the island or of the bay (figs. 22 and 24) and eventually divides into two separate groups (figs. 25-27). The actual division is usually delayed until the island has opened out into a bay, although it may take place before this happens. A few of the centripetal tracheæ immediately in contact with the actual protoxylem elements may still persist even after the bay has opened out, but these soon disappear and the protoxylems become truly endarch (fig. 28). After this stage is reached the xylem strand of the leaf-trace gradually takes up the form of a low arch with slightly incurved ends (fig. 29), and the protoxylems divide again until four or five distinct groups are found projecting from the adaxial concavity of the arch (figs. 28 and 29). All these changes take place while the leaf-trace is still in the inner cortex and its outline as a whole is still oblong or elliptic. Just as it is about to enter the sclerotic outer cortex the endodermis and ground-tissue invades the concavity of the bay and the trace becomes reniform (fig. 29). Once in the sclerotic cortex it rapidly takes up the horseshoe-shape outline characteristic of the *Osmundaceæ*, and the protoxylems increase to ten or more (fig. 1).

The great majority of the leaf-traces conform exactly with the above description. Three traces, however, were found in which the single protoxylem group was markedly excentric in position (figs. 30 and 31); this, however, seems to be of no particular importance, and the traces opened out in the usual way (fig. 32). A much more interesting variation was exhibited by four other traces, which may lead to conclusions of some importance. In these the single mesarch protoxylem had divided into two separate and distinct groups before any parenchyma whatever had appeared in the xylem of the trace (figs. 33-35). Indeed, in one case the protoxylem was already double before the xylem of the leaf-trace was yet free from the endodermis of the stem stele (fig. 35). The other cases occurred in traces that were well out in the inner cortex. The two protoxylem groups may have arisen by the early division of a single protoxylem, or they may run down independently into the xylem of the stem. Our specimens give no means of settling this point, nor do they give any information as to the behaviour of these leaf-traces in their further course out into the petiole.

#### THE STRUCTURE OF THE PETIOLE.

The leaf-trace is accompanied out through the sclerotic cortex of the stem by a sheath of thin-walled parenchyma which has mostly become decayed (fig. 36, *i. par.*) with the exception of a number of cells forming an irregular and much interrupted zone in close proximity to the trace (figs. 36 and 38, *res. l.*). These cells only differ from the rest of the parenchyma by their more resistant walls and by the amount of black carbonaceous matter they contain, indicating that they possessed dense and specialised contents. Similar elements also surround the leaf-trace while it is still in the inner cortex (fig. 1). In this region, at any rate, they are not sclerotic, although they may become so in the



outer petioles. This is the more probable since their position is occupied by normal sclerenchyma in the free petioles of certain other *Osmundaceæ*. It may here be remarked that an interrupted sheath of precisely similar cells occurs around the leaf-traces in the inner cortex of *Zalesskya diploxylon*—a point that was inadvertently omitted in our previous description of this plant.

In the coating of leaf-bases outside the sclerotic cortex of the stem, each petiole possessed a ring of homogeneous sclerenchyma enclosing the thin-walled ground-tissue mentioned above (figs. 1 and 36, *scl.*). There is also a certain amount of thin-walled parenchyma on the outside of this sclerotic ring (fig. 36, *o. par.*), which is prolonged on each side to form stout and broad stipular wings, the closely adpressed petioles being delimited from one another by delicate brown lines (figs. 1 and 36, *pet. l.*). None of our petioles were sufficiently far out to furnish reliable information as to the typical arrangement of the sclerenchyma in the stipular base. There are, however, indications of isolated sclerotic strands in the parenchyma of the stipules; and it is also possible that the free margins of the stipules were sclerotic, for the tissue in these regions differs in appearance from the general parenchyma. These points, so far as can be ascertained, are illustrated by the text figure 1.

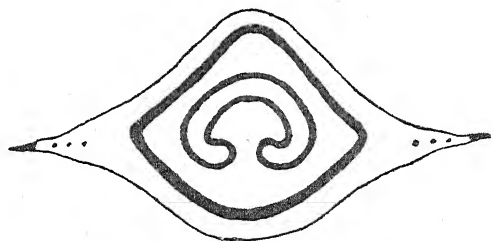


DIAGRAM 1.—Diagrammatic restoration of a transverse section of an outer petiolar base of *Thamnopteris Schlechtendalii* to show the arrangement of the sclerenchyma.

As regards the leaf-trace itself, the adaxial ends of the horse-shoe become deeply incurved and almost hooked in the outermost petioles (fig. 1), and as many as twenty protoxylems may be counted along the adaxial margin of the xylem strand. The protoxylem elements of the leaf-trace when still in the xylem of the stem, and also for some distance out through the cortex, are simply scalariform. Farther out, however, in the free petiole they may consist of annular and spiral elements, but we possess no longitudinal sections of this region to determine the point. The xylem-sheath of the inmost traces is stout and conspicuous, but in the outer ones it becomes reduced to a single layer. The phloem is very distinct and completely surrounds the xylem. It is especially plentiful in the median region on both the abaxial and the adaxial surfaces of the inner traces (fig. 26, *ph.*), becoming more evenly distributed in the outer. The protophloem also is clearly visible all round the trace as a narrow dark band (fig. 26, *pr.ph.*), and at certain points in the inner traces its small constituent elements can be distinguished. The pericycle consists of about four layers of cells, and the whole

trace is surrounded by a well-defined endodermis, for the most part recognisable as a single layer of cells (figs. 26 and 37, *en.*).

Perhaps the most striking and interesting feature of the petiole is the presence in the pericycle of secretory sacs, which no doubt represent the mucilage sacs that occur in the same tissue in the living *Osmundaceæ*. In the fossil these elements are large vesicular cells, elongated in longitudinal section, and filled with black contents. Large numbers of them are present in the pericycle on both sides of the trace (figs. 36, 37, and 38, *S. s.*). On the abaxial side, however, they are confined to the median region, and in this *Thamnopteris* differs from the living *Osmundaceæ*, where the abaxial mucilage sacs form two dorso-lateral groups. In the living *Osmundaceæ* these sacs do not appear at all until near the top of the stipular region of the leaf-base, but in *Thamnopteris* they are already present by the time that the trace is in the sclerotic cortex of the stem (fig. 29).

#### THE STRUCTURE OF THE ROOTS.

The xylem strands of the roots are inserted upon those of the leaf-traces, but they vary considerably as regards the point of their insertion. They arise singly or in pairs, sometimes from the back of the leaf-trace xylem before the latter is yet free from the xylem of the stem (figs. 7, 16, 17, and 30), sometimes from the free leaf-trace in the inner cortex. No roots, however, were seen to arise from the leaf-traces once the parenchyma bay has been formed in the xylem. In the free leaf-trace the roots arise from the back or from the sides of the xylem, and in the latter case from the abaxial or even from the adaxial corner (fig. 39). The roots obtain a cortex of their own as they enter the sclerotic cortex of the stem. The root cortex consists of an inner thin-walled and an outer sclerotic zone, which remains still thick-walled even in the outermost regions of our sections. They bore their way in all directions through the stipular tissues of the petiolar coating, but they never perforate the sclerotic rings (fig. 1, *r.*). They have the structure of a typical diarch fern root with a rather stout xylem strand, and without further description are sufficiently illustrated by fig. 40. The xylem elements bear multiseriate pits similar to those in the stem stele.

*Locality.*—Near Bjelebei, government of Orenburg, Russia.

*Horizon.*—Upper Permian, "grès cuivreux" (see P<sub>2</sub> of Geological Table, Part II., p. 219).

*Bathypteris*, Eichwald.1860. EICHWALD, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 96.*Bathypteris rhomboidea*, Kutorga, sp.

(Pls. VI., VII.)

1844. *Tubicaulis rhomboidalis*, Kutorga (*pars*), *Verhandl. d. miner. Gesell. zu St Petersburg*, pl. i. fig. 6.
1860. *Bathypteris rhomboidea*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 96, pl. iv. figs. 1 and 2.
1869. *Bathypteris rhomboidea*, Schimper, *Traité de paléont. végét.*, vol. i., p. 704.
1887. *Bathypteris rhomboidea*, Schmalhausen, "Die Pflanzenreste der Artinskischen und Permischen Ablagerungen im Osten des Europäischen Russlands," *Mém. du Comité géol.*, vol. ii. (No. 4), pp. 9 and 36, pl. iii. figs. 6 and 7.

The specimen from which our material was cut is shown at fig. 41, about a half natural size, and is the same example as that figured by EICHWALD in his *Lethæa Rossica*, pl. iv. figs. 1 and 2. The fossil does not contain the whole stem of the plant, but merely consists of a certain thickness of its outer coating of petiolar bases together with a small portion of the outer region of its cortex. The fragment we received was cut from the lower end of the specimen, and proved to be very imperfectly preserved; much of the mineral matter with which it has been infiltrated has been subsequently removed, leaving a petrification that is now somewhat fragile and friable. This rendered the preparation of satisfactory microscopical sections an extremely difficult matter, but thanks to the great skill of Dr F. KRANTZ sections have been prepared sufficiently intact to enable us to elucidate the chief structural points of the fossil.

In transverse sections of our material it is seen that the extreme inner margin of the fossil includes a certain amount of the outer sclerotic cortex of the stem represented by fragments of comparatively small-celled dark-coloured sclerenchyma, but it is so much broken up and disintegrated that little can be said about the structure of this region. In fact, the first tissues that are sufficiently intact to be serviceable for detailed description are those of the free petioles. One of the chief characters of the fossil is the looseness with which the petioles that form the coating to the stem are packed together (fig. 42). They are not in any way conerescent or even closely adpressed as in the previously described fossils, but they are quite free from one another, with clearly defined intervening spaces.

Another important feature of the petiolar bases of *Bathypteris* which distinguishes it from all the other *Osmundaceæ* known to us is the fact that they are entirely devoid of any stipular expansions. The transverse sections of the petioles are in fact simply rhomboidal in outline, fitting into one another without being closely adpressed.

All the leaf-traces present the typical horseshoe-shaped curve characteristic of the *Osmundaceæ*, but the arrangement of the sclerenchyma in the petiole varies consider-



ably according to the level at which the section is taken. In the outermost petioles (fig. 43, *int. scl.*) the leaf-trace is immediately surrounded by a broad zone of dense sclerenchyma. Then comes a wide belt of thin-walled tissue (fig. 43, *i. par.*), and then the customary petiolar sclerotic ring, which is here comparatively narrow (*sc. l.*). The sclerotic ring is in turn enveloped by several layers of thin-walled parenchyma, which maintain the rhomboidal outline of the sclerotic ring and are not prolonged at the sides into stipules. A peculiarly interesting feature of the petioles of *Bathypeteris* is the presence of numerous slender spine-like outgrowths from their periphery, which project upwards into the spaces between the petioles and attain a considerable length. In petioles nearer the stem the inner sclerotic tissue in contact with the leaf-trace increases greatly in amount until it entirely fills up the concavity of the trace (fig. 44) and replaces almost completely the parenchyma lying between it and the sclerotic ring (fig. 45). This internal sclerenchyma follows the leaf-trace right into the stem undiminished in quantity, and is here separated from the outer sclerotic cortex of the stem only by a very few layers of parenchyma.

The constituent elements of the sclerenchyma differ considerably in the nature of their preservation. Those of the petiolar sclerotic rings are mostly well preserved, with almost homogeneous brown walls. So also are some of those of the inner sclerenchyma in contact with the leaf-trace; the walls of these elements being exceptionally thick and more or less distinctly stratified. In most of them, however, the layers of stratification have become separated as though they had been macerated, and the thickness of the wall is occupied by a number of narrow black concentric lamellæ alternating with broader and lighter-coloured bands (figs. 46 and 47). The lumen is almost obliterated, and is frequently filled by a small dark mass. In transverse section they have a rounded outline with small triangular intercellular spaces at the corners, while in longitudinal section they are shortly rectangular and blunt ended. The elements of the outer sclerotic rings are narrower and fibrous, and they also have small intercellular spaces at the angles.

As already stated, the periphery of the petiole is beset on all sides by spinose emergences which grow upwards parallel to the petioles in the spaces that lie between them. In a transverse section of the petiolar coating these spaces are almost completely filled up by the transverse sections of the numerous spines. The best preserved of these show that the centre of the spine is occupied by a stout strand of narrow cells with thick and usually lamellated cell-walls, which are surrounded by two or three layers of larger thin-walled cells (figs. 49 and 50). In longitudinal section the sclerotic cells are seen to be fibrous, while their thin-walled envelope is parenchymatous (fig. 52). In most of the spines, however, the more delicate outer layers have become decayed or worn away, and the sclerotic core alone is left (figs. 49 and 51); and in many of them the central elements even of the sclerotic core have disintegrated, leaving a small black mass of carbonaceous matter or simply an empty space (fig. 51). On account of the great variation in size of the transverse sections of the spines it would seem that



they tapered to fine points; at the same time they differ considerably in size even at the point of their insertion on the petiole. The thin-walled tissue of the spine is continuous at the base with the peripheral parenchyma of the petiole (fig. 50), into which the sclerotic core is also decurrent as a definite strand of fibres (fig. 48, *scl.*<sup>1</sup>), which may be traced downwards for a considerable distance, gradually approaching the sclerotic ring of the petiole, with which it eventually becomes completely confluent.

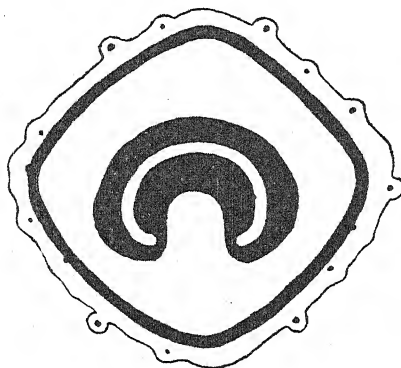


DIAGRAM 2.—Diagrammatic restoration of a transverse section of an outer petiolar base of *Bathypteris rhomboidea* to show the arrangement of the sclerenchyma.

The leaf-trace in the outer petioles is typically horse-shoe shaped. The xylem strand has numerous endarch protoxylems, the elements of which are probably annular or spiral or perhaps both, while those of the metaxylem are multiseriate. The endodermis abuts directly on the internal sheath of sclerenchyma, and at many points has conspicuously dark radial walls. The cells of the pericycle when preserved appear to have possessed somewhat dense contents (fig. 53). The phloem is very poorly preserved, being represented merely by a dark line indicating its crushed and collapsed elements. The xylem sheath, on the other hand, presents a feature of peculiar and unique interest. A large number of its cells are vertically elongated, and possess very dark and lamellated walls similar to those described in the cortical sclerenchyma (figs. 53 and 54, *xy. sh. scl.*). It is believed that these elements were actually sclerotic; and if this is so we know of no perfect parallel in the *Filicales*, the nearest analogy being found in *Adiantum trapeziforme*, var. *Funckii*, where the xylem parenchyma becomes thick-walled and fibrous. In *Bathypteris* the sclerotic elements of the xylem-sheath are more plentiful in the outer leaf-traces, and especially on the adaxial surface, where they may occupy almost the whole of its extent (fig. 53).

#### THE ROOT.

A large number of roots run outwards in the interstices between the petioles, and branch frequently as they pass out. The majority of them possess a diarch xylem strand, but a considerable number of triarch roots were also met with (fig. 56). The

xylem strand is usually very stout, as shown in fig. 55, which may be regarded as a diarch root, although there are strong indications of a third protoxylem. In fact, it is probable that both types of structure occur at different points in the same root. In other roots the diarch xylem strand is very much thinner, and these are probably lateral branches. The cortex of the root is entirely sclerotic, the size of the cells increasing somewhat from the endodermis outwards.

*Locality*.—Mine Kloutschewsk, district of Bjelebei, government of Orenburg, Russia.

*Horizon*.—Upper Permian, "grès cuivreux" (*cf.* P<sub>2</sub> of Geological Table, Part II., p. 219).

### *Anomorrhœa*, Eichwald.

1860. EICHWALD, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 102.

### *Anomorrhœa Fischeri*, Eichwald.

(Pl. VIII.)

1860. *Anomorrhœa Fischeri*, Eichwald, *Lethæa Rossica*, vol. i., p. 102, pl. iv. figs. 3 and 4.

1869. *Anomorrhœa Fischeri*, Schimper, *Traité d. paléont. végét.*, vol. i., p. 702.

The original specimen of *Anomorrhœa Fischeri* was figured by EICHWALD in his *Lethæa Rossica*, pl. iv. figs. 3 and 4, and is again represented about natural size in Pl. VIII. fig. 57 of the present paper. The fossil consists only of a certain thickness of the coating of petiole bases that originally surrounded the stem, to which small fragments of the outer cortex are still adhering at some points. The outer surface of the fossil shows the obliquely fractured ends of the almost vertically growing petioles in the form of closely packed elongated rhomboidal scars.

In some of the transverse sections of our material, which was cut from the upper end of the type specimen, closely packed petiole bases alone are to be seen (fig. 58). In others the structure of the inmost leaf-traces is such that they must have been situated in the cortex of the stem (fig. 59, C.). Most of the tissues of this cortex have entirely disappeared, but no doubt it consisted almost entirely of the inner parenchymatous zone. It appears, therefore, that in this stem the outer sclerotic cortex is practically absent, being reduced to a narrow zone consisting merely of the confluent sclerotic rings of the petioles. Only the xylem strand of the leaf-trace is preserved in the inner cortex, and in longitudinal section it is seen to consist of tracheæ with the usual multiseriate pitting. In the inmost traces the xylem strand is only slightly curved, and it possesses a single median endarch protoxylem strand (fig. 60). In those farther out the protoxylem divides into two (fig. 61), subsequently into three (fig. 62), and at the same time the curve of the xylem strand gradually increases until, when it enters the free petiole, it has taken up the form of an arch (fig. 63). In the outer region of the cortex the leaf-traces are sometimes accompanied by a few sclerotic elements. In

the free petiole the leaf-trace as a whole assumes the characteristic shape of a horse-shoe. The softer tissues of the trace are very imperfectly preserved, but at some points the xylem sheath and even the sieve-tubes of the phloem could be made out on both sides of the xylem (figs. 64 and 65, *ph.*). The sclerotic ring of the petiole is well developed, and is surrounded by a narrow zone of parenchyma which is prolonged at

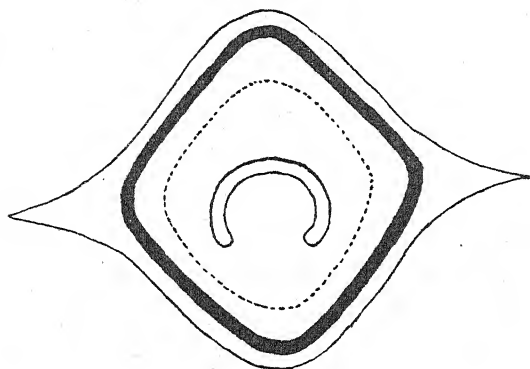


DIAGRAM 3.—Diagrammatic restoration of a transverse section of an outer petiolar base of *Anomorrhoea Fischeri* to show the arrangement of the sclerenchyma. The area within the dotted line probably becomes sclerotic at a point farther out in the petiole.

the sides into very short stipular wings (text fig. 3). Our outermost petioles were too close in to show the full development of the stipules or the typical arrangement of the sclerenchyma. The tissue on the inside of the sclerotic ring surrounding the leaf-trace, and included in the area outlined by the dotted line in text fig. 3, is distinctly thick walled, and farther out in the petiole may develop into sclerenchyma. No sclerenchyma was observed in the stipular wings of any of the petioles contained in our sections.

The roots were all of the normal diarch type, the only tissues preserved being the xylem strand and a sheath of dense sclerenchyma in immediate contact with the stele. This sclerotic sheath is already present while the root is still in the inner cortex of the stem, and is still maintained in the outermost parts of our sections.

*Locality.*—Copper mines of Kloutschewsk, district of Bjelebei, government of Orenbourg, Russia.

*Horizon.*—Upper Permian, "grès cuivreux" (*cf.* P<sub>2</sub> of the Geological Table, Part II., p. 219).

#### GENERAL CONCLUSIONS.

In the discussion of the vascular anatomy of the *Osmundaceæ*, *Thamnopteris Schlechtendalii* occupies a position of special importance in that it verifies and expands a number of statements that could only be made with certain reservation as regards the *Zalesskyas* described in Part II. of this series. Of particular interest is the confirmation of the fact that the central elements of the xylem are really tracheal in

nature, and the additional evidence provided for the complete continuity of these tracheæ up to the very centre of the stele. In the face of these facts it seems to us almost impossible to avoid the conclusion that the pith of the *Osmundaceæ* has been derived directly from an originally solid xylem mass. This xylem, we believe, primitively consisted of normal elongated tracheæ throughout, and we regard *Zalesskya* and *Thamnopteris* as representing one of the stages passed through by the central tracheæ on their way to become short-celled medullary parenchyma. In large and solid masses of xylem the efficiency of the central elements as water-conductors seems in general to decrease the farther they are from the periphery; possibly owing to their increased distance from any of the living cells of the stele, so that the total elimination of this function in the most central elements would not be attended by any serious disadvantage to the water current. Again, from their central position these elements can render but little assistance towards the support of an erect stem, such as we believe these stems to have been (this may also be a reason why the primitive and mechanically inefficient porose and reticulate types of perforation are retained by the central tracheæ for a longer time than by the peripheral). It seems clear, therefore, that an economy would be effected if their walls were no longer thickened at all, and especially if they could be converted into some other kind of tissue with different and more useful functions. The exact manner in which the change was brought about has yet to be made clear. In *Thamnopteris*, however, there are distinct indications that the central tracheæ were originally arranged in vertical files, the end members of which are more or less pointed. This would suggest that the still meristematic central elements of the desmogen strand underwent septation during, or shortly after, their elongation.

In their further alteration into a parenchymatous pith the short central tracheæ of *Zalesskya* and *Thamnopteris* would have to completely lose their thickening, and in consequence their pitting. This may take place in two ways: either the tracheæ may all become transformed simultaneously, resulting directly in a homogeneous pith, or else some of the tracheæ may lose their tracheal characteristics before the rest, which would result first of all in the formation of a "mixed pith" of short tracheal elements scattered amongst parenchyma. If the latter were the course pursued, *Osmundaceæ* must have existed with a central stelar tissue very similar to that which occupies the axis of the stele of a *Zygopterid* stem. Indeed, if the transformation of the central xylem were to extend so far outwards as to reach the immersed protoxylems, a stelar structure almost exactly similar to that of *Zygopteris corrugata* would be attained.\* If the steles of the *Osmundaceæ* and the *Zygopterideæ* have evolved along parallel lines from the solid xylemed stele of the common ancestor we have assumed for the two orders, the central tissue of the *Zygopterid* stele must be regarded as a mixed pith rather than as a mass of confluent diffuse protoxylems. Further, if the *Zygopterid*

\* A comparison that has also been made by TANSLEY in his lectures on the evolution of the Filicinean vascular system, *New Phytologist*, vol. i., p. 260, 1907.



line of descent is at all close to the Osmundaceous, we must be prepared for the existence of a *Zygopteris* with a solid xylem like that of *Thamnopteris*, the central elements consisting entirely of short tracheæ without any parenchyma. Such a discovery, in fact, we hopefully anticipate.

To turn now to the mesarchy of the leaf-trace xylem in the neighbourhood of the stem stele. This point, which has already been described as of frequent occurrence in *Zalesskya gracilis*, becomes in *Thamnopteris* a perfectly regular and constant phenomenon. If it can be maintained that the structure of the leaf-trace in its course through the cortex of the stem may give some indication of the earlier stages in its phylogenetic development, this mesarchy becomes a matter of considerable interest. We have already discussed this subject in a short paper published in the *Proceedings* of this Society,\* in which we endeavoured to establish the theory that the adaxially curved endarch xylem of the leaf-trace in the free petiole of the *Osmundaceæ* has been gradually evolved from a primitively mesarch strand through a series of changes that are briefly recapitulated by the leaf-trace xylem of *Thamnopteris* in its passage through the cortex (cf. Pl. IV.). We also regard it probable that a similar origin may be ascribed to all Filicinean traces that can be derived from the adaxially curved endarch type.

A peculiar and conspicuous feature of the leaf-trace of *Thamnopteris* is the appearance of mucilage sacs in the pericycle, which afford unexpected confirmation of its close relationship with the modern *Osmundaceæ*. As regards *Bathypteris* and *Anomorrhæa*, in spite of the absence of all knowledge of their stem structure, the close correspondence of the essential points in the structure of their petioles with those of the other *Osmundaceæ* practically ensures their inclusion in the order. Judging from the structure of the petiole only, *Bathypteris* is by far the most aberrant type. It is separated sharply from all the others, not only by the complete absence of stipules, but also by the presence of spinose emergences and by the occurrence of sclerotic elements in the xylem sheath. The unfortunate absence of the stem renders any speculation as to the primitive or specialised nature of these interesting features too hazardous to be pursued at present.†

Our thanks are especially due to Mons. TH. TSCHERNYSCHÉW for generously supplying us with materials for the examination of these classical fern stems, and also to Mons. ZALESSKY, through whom they were communicated to us, and for his many other kind offices.

\* GWYNNE-VAUGHAN and KIDSTON, "On the Origin of the Adaxially Curved Leaf-trace in the Filicales," *Proc. Roy. Soc. Edin.*, vol. xxviii., part vi. (No. 29), p. 433, 1908.

† Since the publication of the first part of these memoirs we have been able, through the great kindness of Prof. C. EG. BERTRAND, to examine a type specimen of *Grammatopteris Rigolloti*. The specimen exhibited only an opaque polished surface, and accurate conclusions as to its structure were difficult to arrive at. Still, the xylem strands of the leaf-traces in the cortex were almost straight oblong bands with small elements along the margins of their extremities. So far as we could make out, the general features of this fossil prohibit the especially close affinities with the *Osmundaceæ* that we previously suspected.

We have again to express our indebtedness to the Executive Committee of the Carnegie Trust for an additional grant to defray the cost of the plates necessary to illustrate this part.

## DESCRIPTION OF FIGURES.

The figures are all from untouched photographs.

The following lettering is used throughout: *xy.*, xylem; *prx.*, protoxylem; *xy. sh.*, xylem sheath; *ph.*, phloem; *pr. ph.*, protophloem; *per.*, pericycle; *en.*, endodermis; *C.*, cortex; *l.t.*, leaf-trace; *r.*, root.

## PLATE I.

Fig. 1. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of specimen. *o. xy.*, outer xylem ring; *c. xy.*, central xylem; *i. C.*, inner cortex; *sc. C.*, sclerotic outer cortex; *i. par.*, inner parenchyma of petiole; *o. par.*, outer parenchyma of petiole; *Scl.*, sclerotic ring of petiole; *r.*, root.  $\times 2$ . (Slide 1279.)

## PLATE II.

Fig. 2. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Surface view of type specimen. (Photograph by Mons. R. Koch; forwarded by Mons. M. Zalessky.) Half nat. size.

Fig. 3. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Surface view of the block investigated. About natural size.

Fig. 4. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Another view of the same block showing impressions of roots, *r.* About nat. size.

Fig. 5 *a* and *b*. *Osmunda cinnamomea*. Branching root-systems dissected out from coating of petiole bases. Nat. size.

Fig. 6. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Portion of stele in transverse section.  $\times 13$ . (Slide 1281.)

Fig. 7. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Longitudinal section of stele showing departure of a leaf-trace and of a root stele.  $\times 7$ . (Slide 1285.)

Fig. 8. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of the peripheral tissues of the stele.  $\times 50$ . (Slide 1281.)

## PLATE III.

Fig. 9. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Longitudinal section of a portion of the outer xylem ring.  $\times 75$ . (Slide 1285.)

Fig. 10. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Tracheæ of the outer xylem ring in longitudinal section to show the multiseriate pitting.  $\times 200$ . (Slide 1285.)

Fig. 11. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Portion of the central xylem in longitudinal section. Contrast with fig. 9.  $\times 75$ . (Slide 1285.)

Figs. 12 and 13. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Tracheæ of the central xylem in longitudinal section to show reticulate pitting.  $\times 200$ . (Slide 1285.)

Fig. 14. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of a portion of the sclerotic cortex of the stem.  $\times 150$ . (Slide 1281.)

Fig. 15. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Longitudinal section of the same.  $\times 150$ . (Slide 1285.)

Fig. 16. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of departing leaf-trace.  $\times 15$ . (Slide 1281.)

Fig. 17. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of departing leaf-trace. Xylem almost free.  $\times 15$ . (Slide 1281.)

## PLATE IV.

Fig. 18. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Departing leaf-trace xylem still within endodermis of stem stele.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 19. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Free leaf-trace in close proximity to stele.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 20. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace showing first appearance of parenchyma on adaxial side of the protoxylem.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 21. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with small island of parenchyma.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 22. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with large island of parenchyma.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 23. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with the island of parenchyma just opening out to a bay.  $\times 15$ . (Slide 1280.)

Fig. 24. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with open bay of parenchyma; protoxylem spreading out.  $\times 15$ . (Slide 1280.)

Figs. 25, 26, and 27. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with two protoxylems. Note a few centripetal tracheæ in front of protoxylem in fig. 26.  $\times 15$ . (Slides 1279 (figs. 26 and 27) and 1286.)

Fig. 28. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with several protoxylems.  $\times 15$ . (Slide 1280.)

Fig. 29. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace becoming reniform; *S. s.*, secretory sacs.  $\times 15$ . (Slide 1280.)

## PLATE V.

Fig. 30. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace just departing; excentric protoxylem.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 31. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Free leaf-trace with excentric protoxylem.  $\times 15$ . (Slide 1279.)

Fig. 32. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-trace with bay of parenchyma in front of excentric protoxylem.  $\times 15$ . (Slide 1280.)

Figs. 33, 34, and 35. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Leaf-traces showing double mesarch protoxylems.  $\times 22$ . (Figs. 33 and 35, slide 1279; fig. 34, slide 1280.)

Fig. 36. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of a portion of an outer petiole to show general tissues. *muc. s.*, mucilage sacs; *res. c.*, zone of resistant cells; *i. par.*, inner parenchyma; *o. par.*, outer parenchyma; *Scl.*, sclerotic ring; *pet. l.*, petiolar limit.  $\times 15$ . (Slide 1282.)

Fig. 37. *Thamnopteris Schlechtendalii*. End of the leaf-trace under higher power. Lettering as in fig. 36.  $\times 30$ . (Slide 1283.)

Fig. 38. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Part of leaf-trace under still higher power to show mucilage sacs. Lettering as in fig. 36.  $\times 55$ . (Slide 1282.)

Fig. 39. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of free leaf-trace showing two root steles arising from the adaxial corners.  $\times 20$ . (Slide 1281.)

Fig. 40. *Thamnopteris Schlechtendalii*. Transverse section of a root in its passage through the leaf-coating.  $\times 30$ . (Slide 1289.)

## PLATE VI.

Fig. 41. *Bathypteris rhomboidea*. Surface view of the type specimen. (Photograph by Mons. R. Koch; forwarded by Mons. M. Zalesky.) Half nat. size.

Fig. 42. *Bathypteris rhomboidea*. Transverse section of specimen.  $\times 2$ . (Slide 1292.)

Fig. 43. *Bathypteris rhomboidea*. Transverse section of an outer petiole.  $\times 6$ . (Slide 1292.)

Fig. 44. *Bathypteris rhomboidea*. Transverse section of a petiole closer in, showing increased amount of internal sclerenchyma. *int. sc.*, internal sclerenchyma; *i. par.*, internal parenchyma; *o. par.*, outer parenchyma.  $\times 6$ . (Slide 1291.)

Fig. 45. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse section of a petiole still closer in. *int. sc.*, internal sclerenchyma; *i. par.*, the inner parenchyma reduced to a narrow zone.  $\times 7$ . (Slide 1292.)

Fig. 46. *Bathyppteris rhomboidea*. Elements of internal sclerenchyma in transverse section showing usual preservation.  $\times 110$ . (Slide 1291.)

Fig. 47. *Bathyppteris rhomboidea*. Same elements showing different type of preservation. Observe the intercellular spaces.  $\times 110$ . (Slide 1291.)

## PLATE VII.

Fig. 48. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse section of the peripheral tissues of a petiole showing insertion of the spinose emergences. *scl.*<sup>1</sup>, sclerotic cores of the spines.  $\times$  about 30. (Slide 1291.)

Figs. 49 and 50. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse sections of spines showing the sclerotic core, *scl.*<sup>1</sup>, surrounded by a parenchymatous sheath, *par. sh.*  $\times 110$  and  $\times 70$ . (Slides 1292 and 1290.)

Fig. 51. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse sections of free spines consisting of the sclerotic core alone.  $\times 110$ . (Slide 1291.)

Fig. 52. *Bathyppteris rhomboidea*. Longitudinal section of a spine with sclerotic core and parenchymatous sheath. *o. par.*, peripheral tissue of adjoining petioles.  $\times 70$ . (Slide 1297.)

Fig. 53. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse section of the end of a leaf-trace. *xy. sh. scl.*, sclerotic cells in the xylem sheath.  $\times 55$ . (Slide 1292.)

Fig. 54. *Bathyppteris rhomboidea*. Portion of transverse section of inner margin of a leaf-trace showing the sclerotic cells of the xylem sheath (*xy. sh. scl.*).  $\times 200$ . (Slide 1292.)

Fig. 55. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse section of a diarch root.  $\times 33$ . (Slide 1295.)

Fig. 56. *Bathyppteris rhomboidea*. Transverse section of a triarch root.  $\times 33$ . (Slide 1292.)

## PLATE VIII.

Fig. 57. *Anomorrhæa Fischeri*. Surface view of type specimen. (Photograph by Mons. R. Koch; forwarded by Mons. M. Zalessky.) Nat. size.

Fig. 58. *Anomorrhæa Fischeri*. A transverse section of specimen showing petioles only.  $\times 3$ . (Slide 1298.)

Fig. 59. *Anomorrhæa Fischeri*. A transverse section showing a portion of the cortex of the stem attached to the petiolar coating, *Pet. sh.*; *C.*, cortex.  $\times 3$ . (Slide 1304.)

Fig. 60. *Anomorrhæa Fischeri*. Transverse section of the leaf-trace xylem in the cortex; nearest the stele with one protoxylem.  $\times 63$ . (Slide 1304.)

Fig. 61. *Anomorrhæa Fischeri*. Similar section farther out with two protoxylems.  $\times 63$ . (Slide 1306.)

Fig. 62. *Anomorrhæa Fischeri*. Similar section still farther out with three protoxylems.  $\times 63$ . (Slide 1305.)

Fig. 63. *Anomorrhæa Fischeri*. Transverse section of a free petiole.  $\times 10$ . (Slide 1302.)

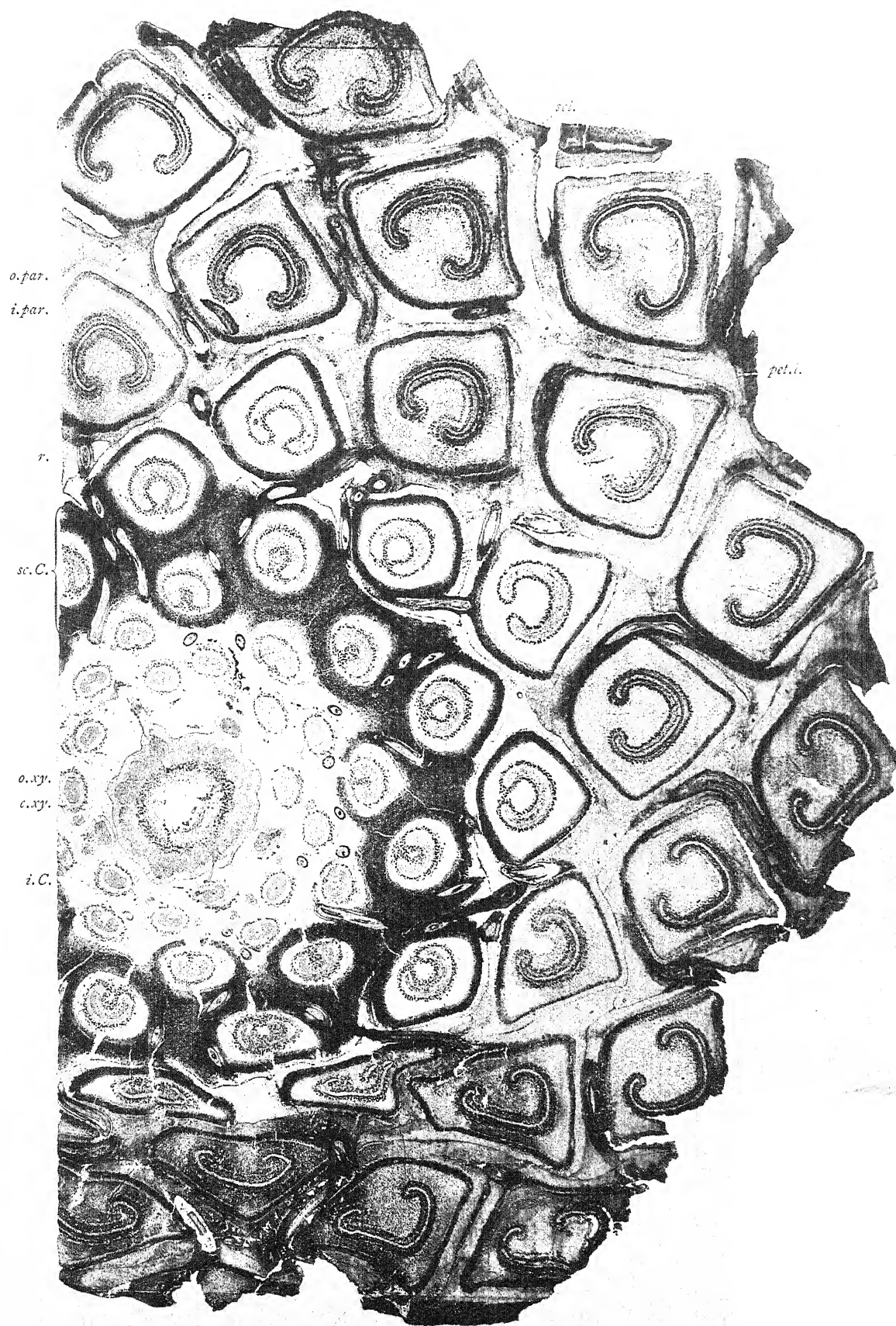
Figs. 64 and 65. *Anomorrhæa Fischeri*. Transverse sections of the ends of leaf-traces showing phloem.  $\times 85$ . (Slides 1298 and 1303.)

Fig. 66. *Anomorrhæa Fischeri*. Transverse section of the end of a leaf-trace showing protoxylem strand.  $\times 85$ . (Slide 1303.)





KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PART III. PLATE I.



I.

R. Kidston, Photomic.

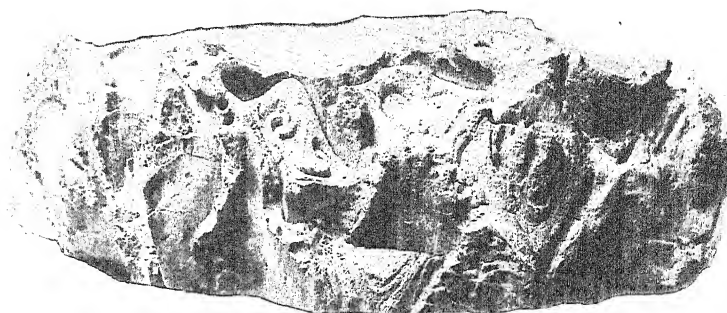
THAMNOPTERIS SCHLECHTENDALII. Eichwald sp.



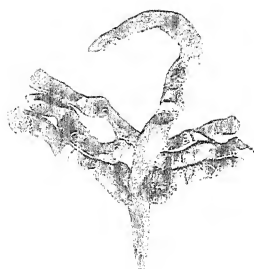
KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE II.



2.



3.



5<sup>a</sup>.



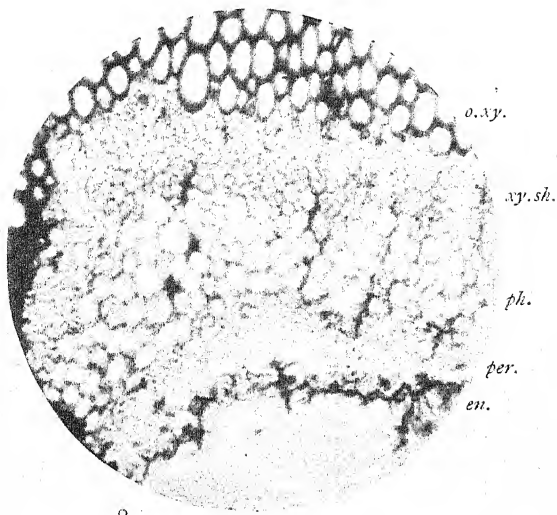
4.



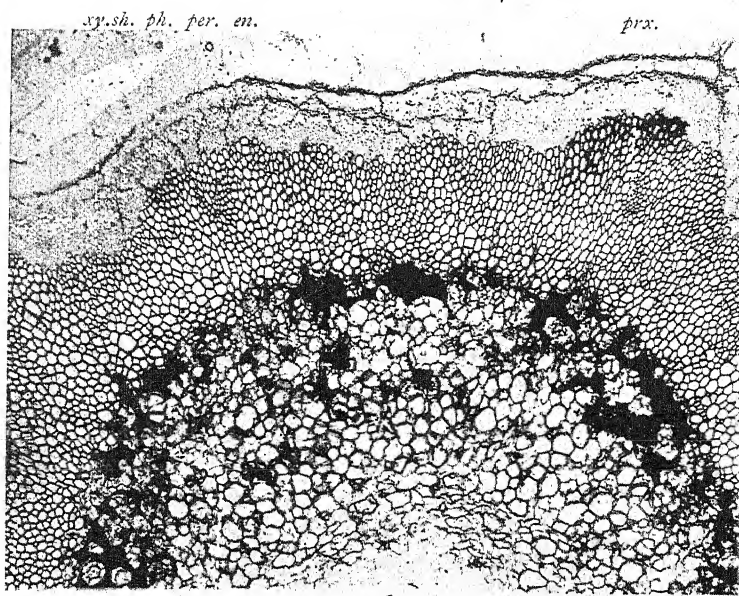
5<sup>b</sup>.



7.



8.



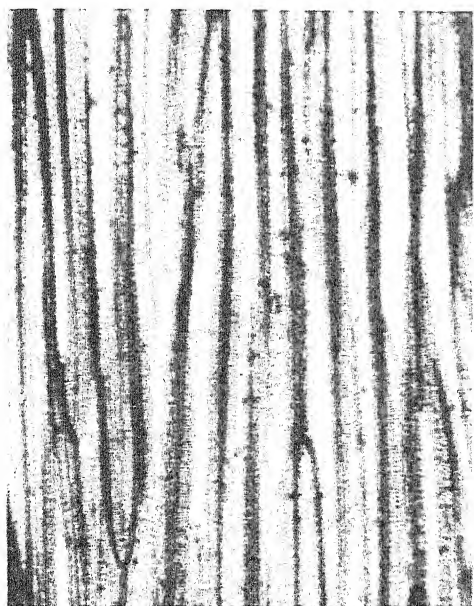
6.

R. Kidston, Photomic.

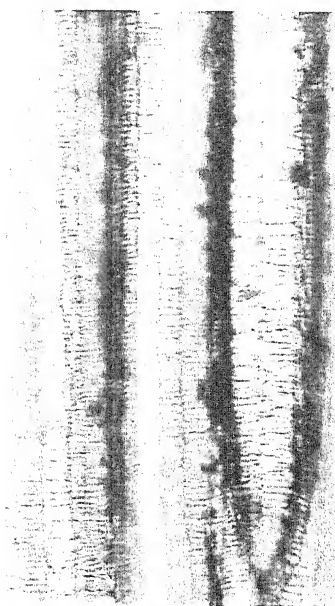




KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE III.



9.



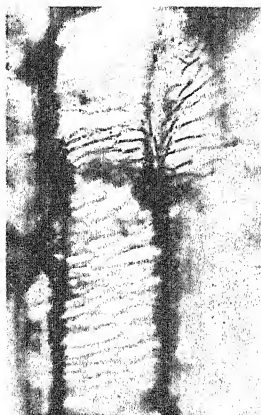
10.



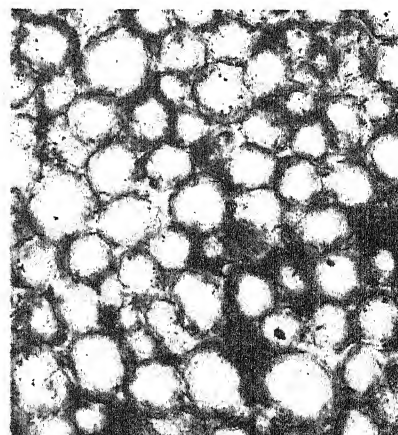
12.



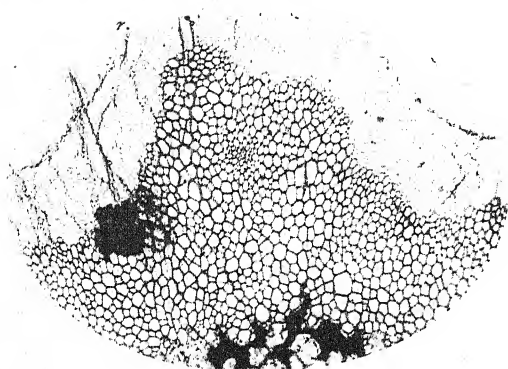
11.



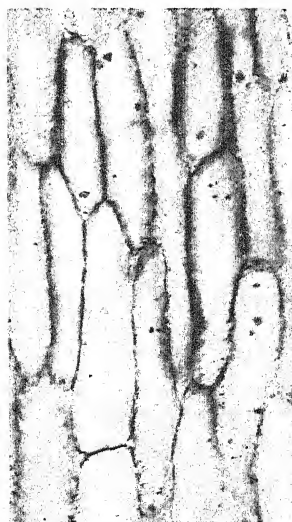
13.



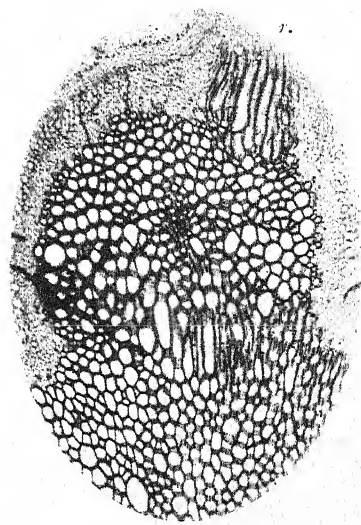
14.



16.



15.

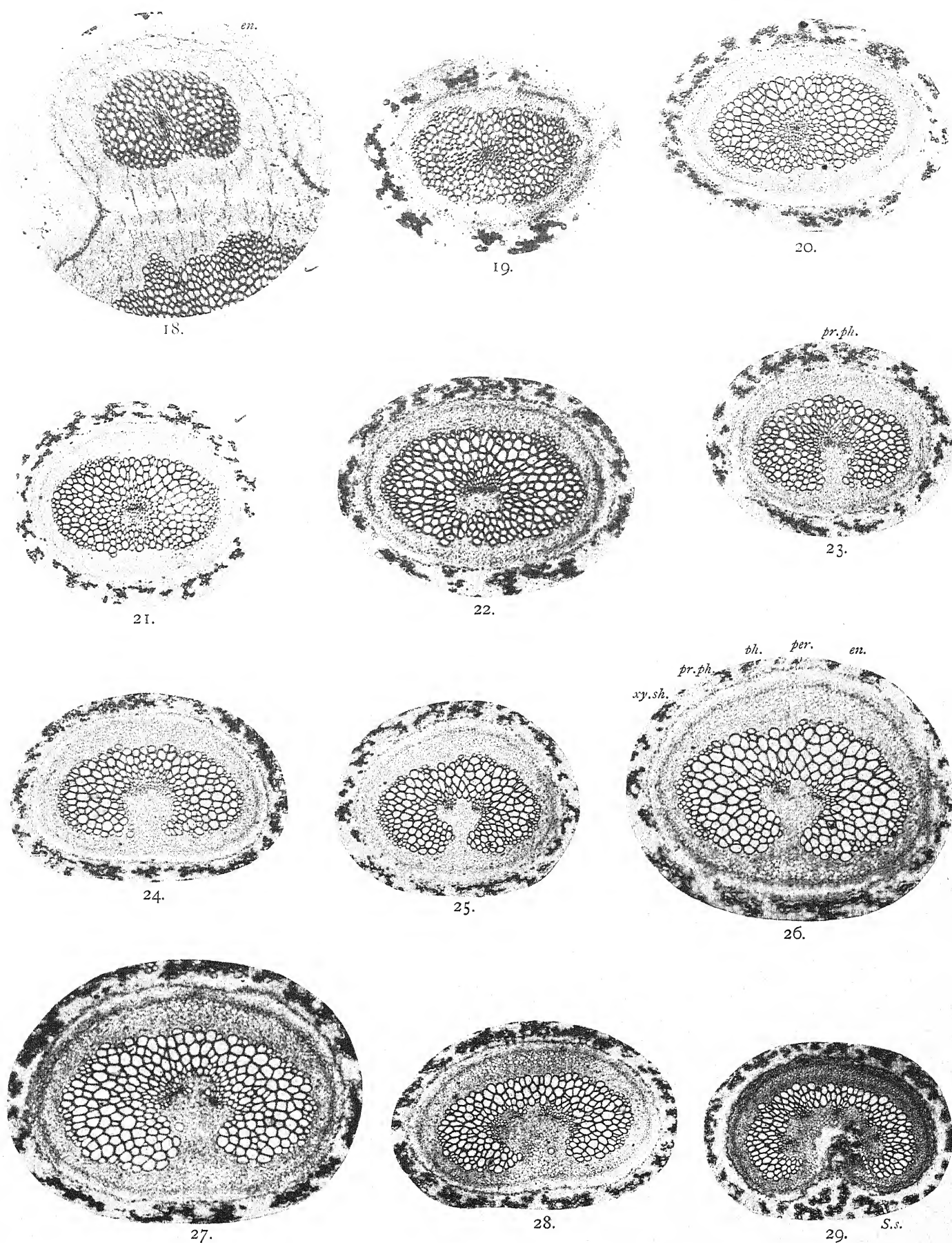


17.

R. Kidston, Photomic.



KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE IV.

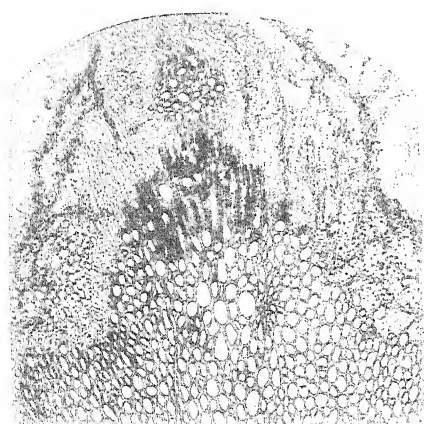


R. Kidston, Photomic.

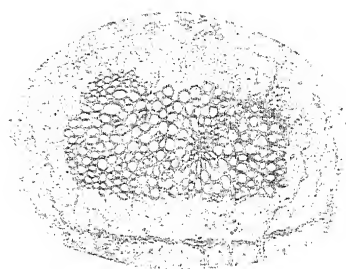




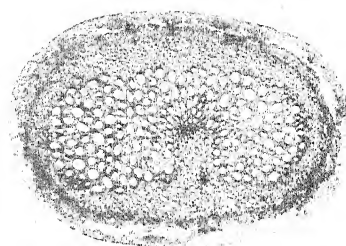
KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE V.



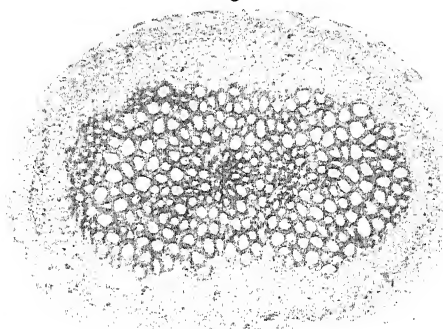
30.



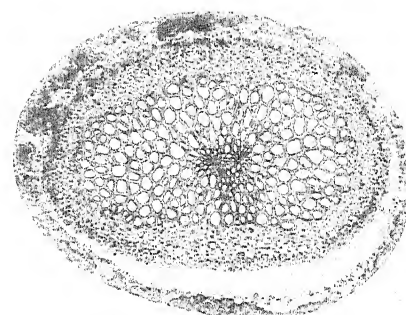
31.



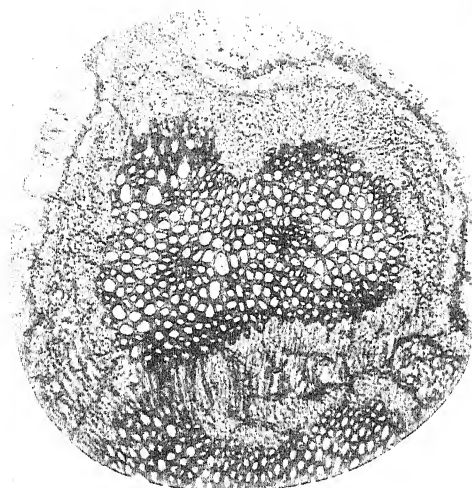
32.



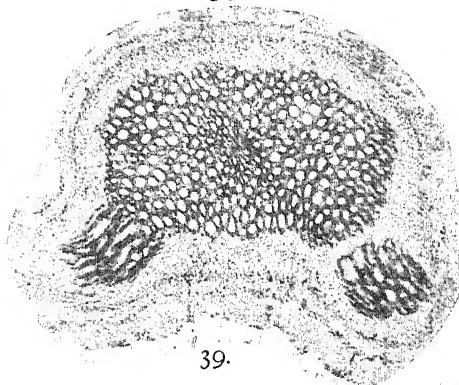
34.



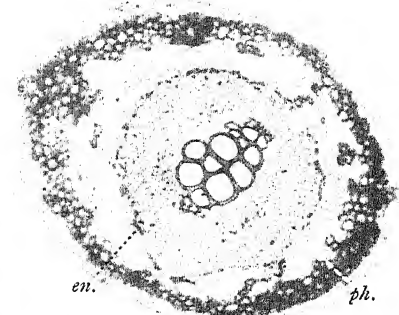
35.



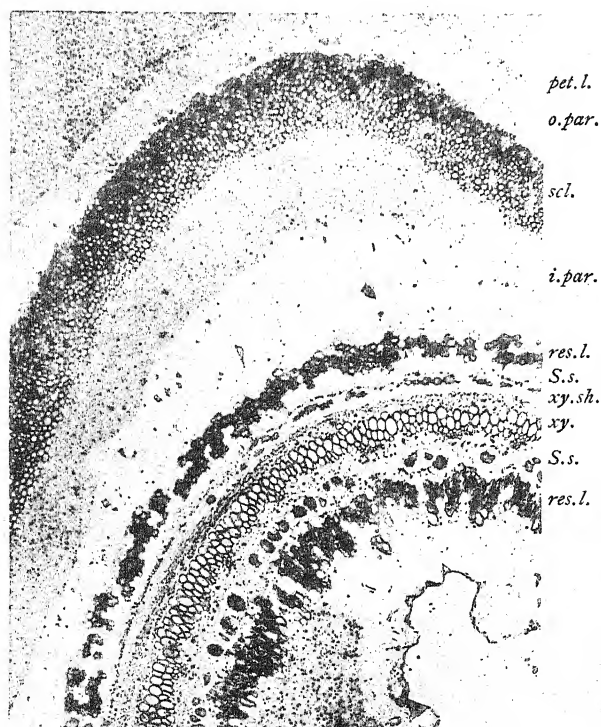
33.



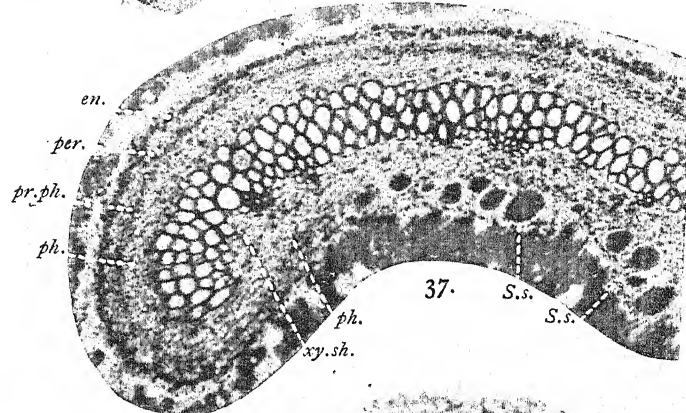
39.



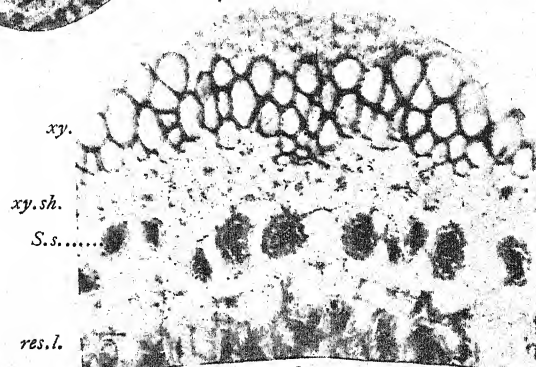
40.



36.



37.

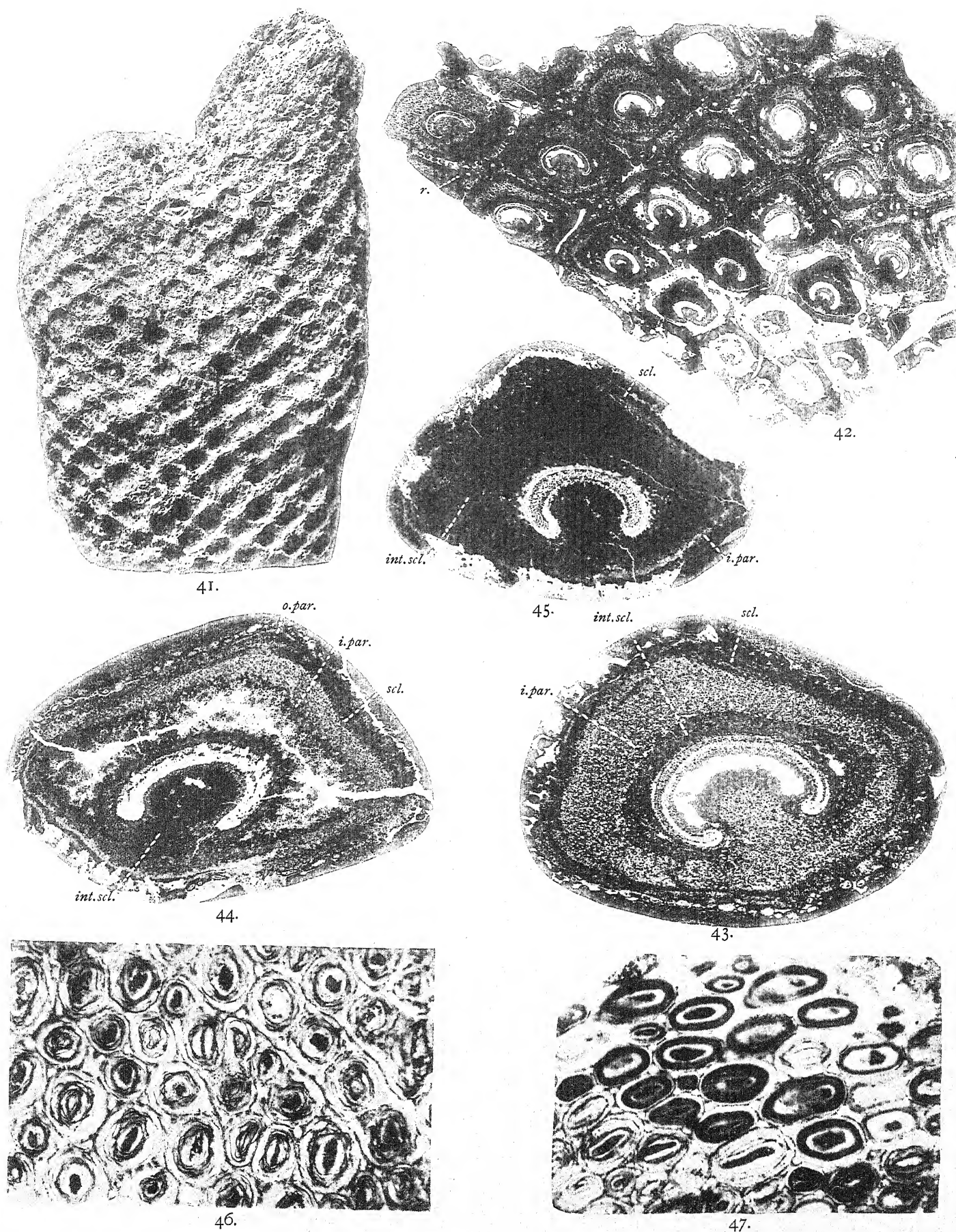


38.

R. Kidston, Photomic.



KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE VI.

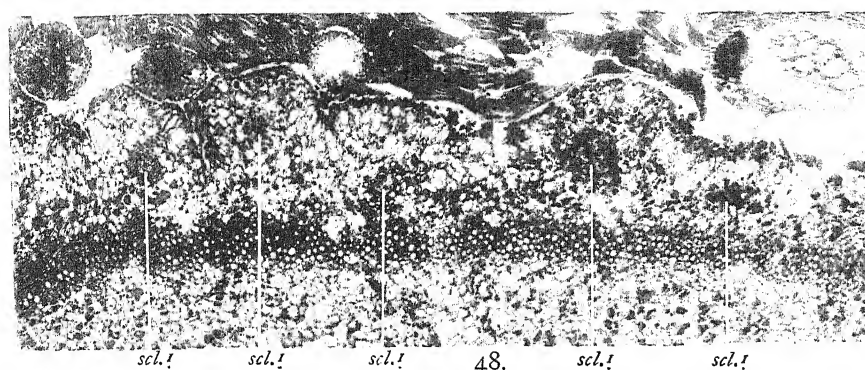


R. Kidston, Photomic.

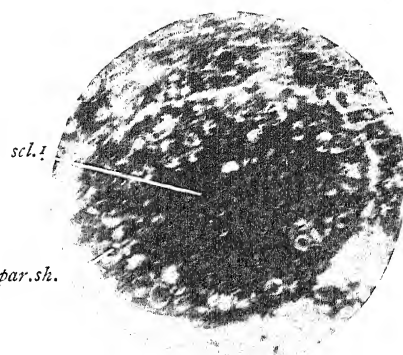




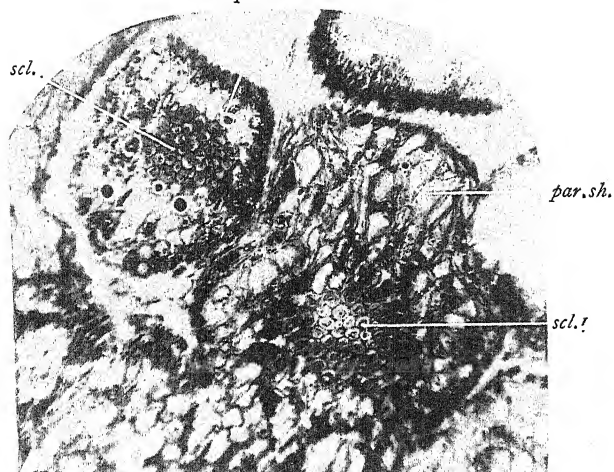
KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE VII.



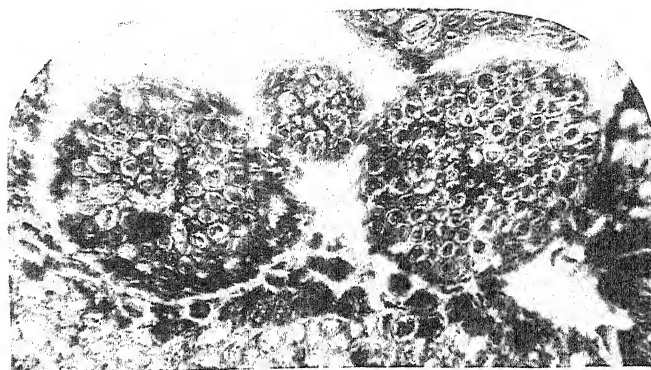
48.



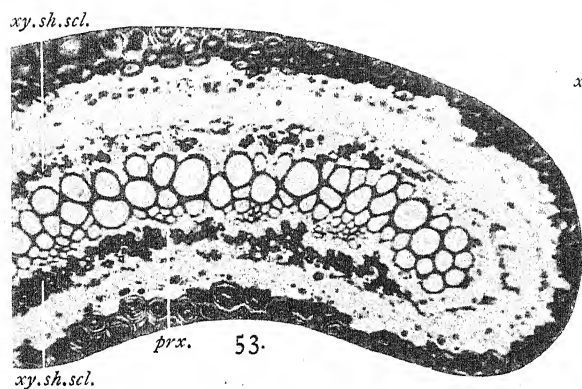
49.



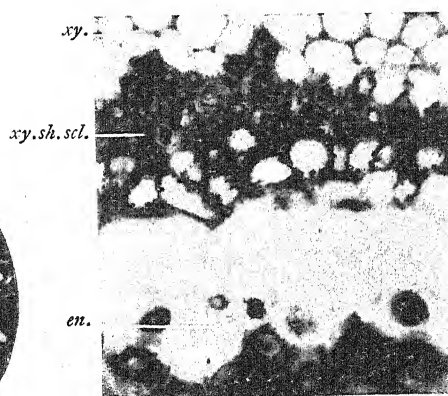
50.



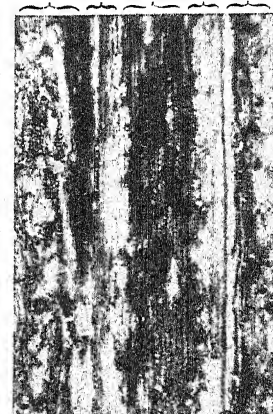
51.



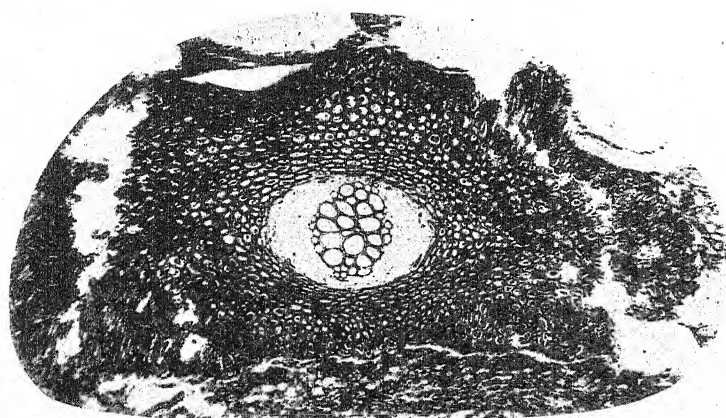
53.



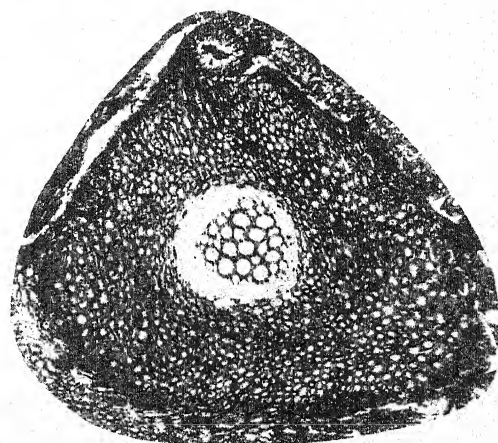
54.



52.



55.

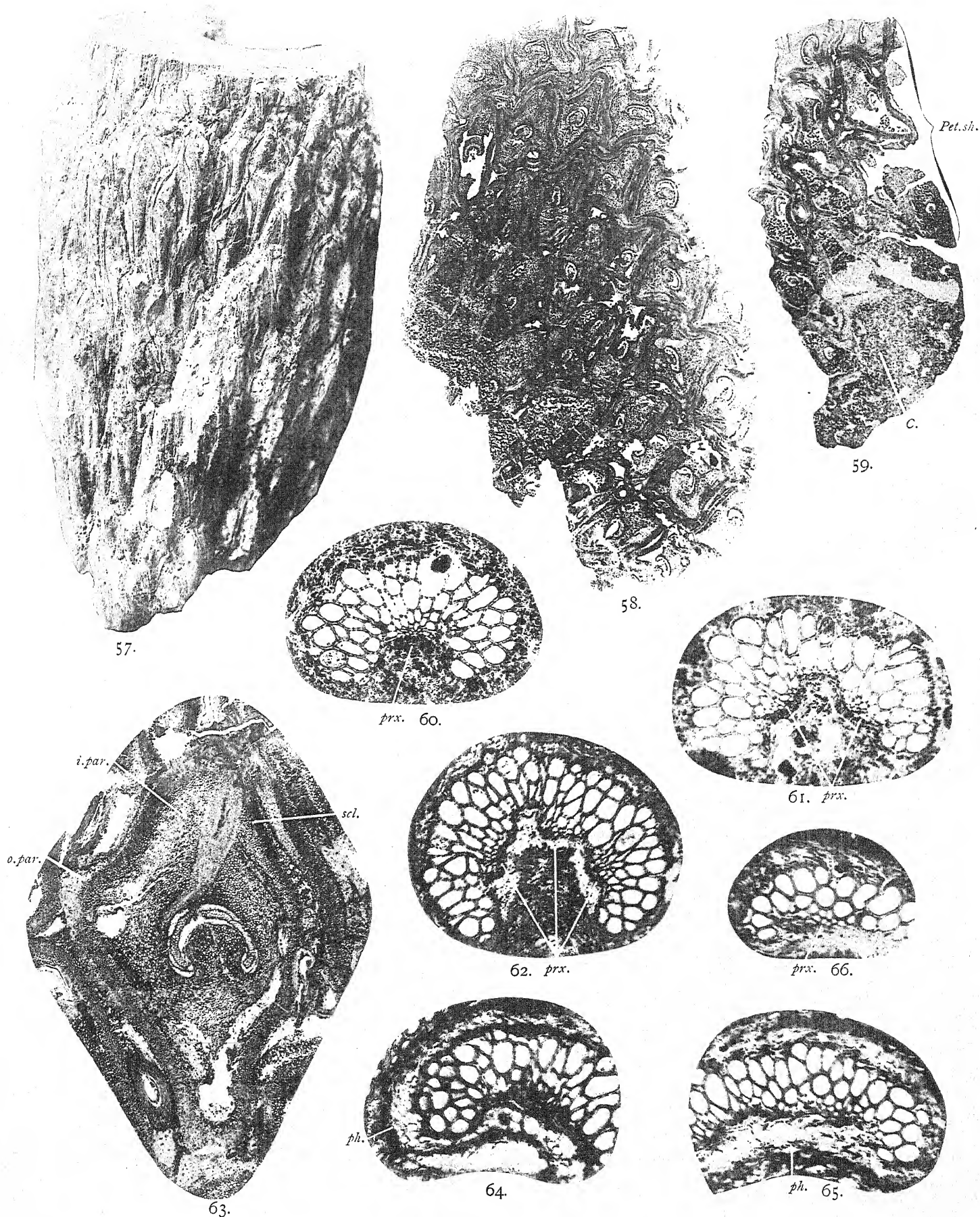


56.

R. Kidston, Photomic.



KIDSTON AND GWYNNE-VAUGHAN: FOSSIL OSMUNDACEÆ. PLATE VIII.



R. Kidston, Photomic.



The University Library,

ALLAHABAD.

Accession No.....

~~97309~~

97361/3

Br

Call No.....

(Form No. 28 L 10,000-47A)



The TRANSACTIONS of the ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH will in future be Sold  
at the following reduced Prices:—

Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.	Vol.	Price to the Public.	Price to Fellows.
VI.	£0 11 6	£0 9 6	XXXIX. Part 1.	£1 10 0	£1 3 0
VII.	0 18 0	0 15 0	„ Part 2.	0 19 0	0 14 6
VIII.	0 17 0	0 14 0	„ Part 3.	2 3 0	1 11 0
IX.	1 0 0	0 17 0	„ Part 4.	0 9 0	0 7 0
X.	0 19 0	0 16 0	XL. Part 1.	1 5 0	0 19 0
XI.	0 14 6	0 12 0	„ Part 2.	1 12 6	1 5 6
XII.	0 14 6	0 12 0	„ Part 3.	1 6 0	0 19 6
XIII.	0 18 0	0 15 0	„ Part 4.	1 0 0	0 16 0
XIV.	1 5 0	1 1 0	XLI. Part 1.	1 1 0	0 15 9
XV.	1 11 0	1 6 0	„ Part 2.	1 9 6	1 2 0
XX. Part 1.	0 18 0	0 14 0	„ Part 3.	2 5 0	1 13 6
XXII. Part 2.	0 10 0	0 7 6	XLII.	2 2 0	1 11 0
„ Part 3.	1 5 0	1 1 0	XLIII.	2 2 0	1 11 0
XXVII. Part 1.	0 16 0	0 12 0	XLIV.	<i>Not yet published.</i>	
„ Part 2.	0 6 0	0 4 6	XLV. Part 1.	1 9 0	1 2 0
„ Part 4.	1 0 0	0 16 0	„ Part 2.	1 7 0	1 0 0
XXVIII. Part 1.	1 5 0	1 1 0	„ Part 3.	1 13 9	1 5 3
„ Part 2.	1 5 0	1 1 0	„ Part 4.	0 4 6	0 3 6
„ Part 3.	0 18 0	0 13 6	XLVI. Part 1.	1 1 10	0 16 6
XXIX. Part 1.	1 12 0	1 6 0	„ Part 2.	1 5 8	0 19 4
„ Part 2.	0 16 0	0 12 0			
XXX. Part 1.	1 12 0	1 6 0			
„ Part 2.	0 16 0	0 12 0			
„ Part 3.	0 5 0	0 4 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXI.	4 4 0	3 3 0			
XXXII. Part 1.	1 0 0	0 16 0			
„ Part 2.	0 18 0	0 13 6			
„ Part 3.	2 10 0	1 17 6			
„ Part 4.	0 5 0	0 4 0			
XXXIII. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 2.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 3.	0 12 0	0 9 6			
XXXIV.	2 2 0	1 11 0			
XXXV.*Part 1.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 2.	1 11 0	1 3 6			
„ Part 3.	2 2 0	1 11 0			
„ Part 4.	1 1 0	0 16 0			
XXXVI. Part 1.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 2.	1 16 6	1 7 6			
„ Part 3.	1 0 0	0 16 0			
XXXVII. Part 1.	1 14 6	1 5 6			
„ Part 2.	1 1 0	0 16 0			
„ Part 3.	0 16 0	0 12 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			
XXXVIII. Part 1.	2 0 0	1 10 0			
„ Part 2.	1 5 0	0 19 0			
„ Part 3.	1 10 0	1 3 0			
„ Part 4.	0 7 6	0 5 8			

\* Vol. XXXV., and those which follow, may be had in Numbers, each Number containing a complete Paper.

January 1909.—Volumes or parts of volumes not mentioned in the above list are not for the present on sale to the public. Fellows or others who may specially desire to obtain them must apply direct to the Society. As the Society reprints from time to time parts of its publications which have become scarce, the absolute correctness of this list cannot be guaranteed beyond this date.



# TRANSACTIONS

OF THE

## ROYAL SOCIETY OF EDINBURGH.

### VOLUME XLVI. PART III.

19. *On Lepidophloios Scottii (a new species from the Calcareous Sandstone series at Pettycur, Fife).* By WM. T. GORDON, M.A., B.Sc., Carnegie Research Scholar in Geology, Edinburgh University. Communicated by Professor GEIKIE, D.C.L., LL.D., F.R.S., etc. (With Three Plates.) Price: to Public, 1s. 9d.; to Fellows, 1s. 4d. (Issued November 23, 1908.)
20. *An Investigation of the Seiches of Loch Earn by the Scottish Lake Survey.* Part III.—Observations to Determine the Periods and Nodes. Part IV.—Effect of Meteorological Conditions upon the Denivellation of Lakes. Part V.—Mathematical Appendix on the Effect of Pressure Disturbances upon the Seiches in a Symmetric Parabolic Lake. By Professor CHRYSTAL. Price: to Public, 5s. 6d.; to Fellows, 4s. 6d. (Issued November 24, 1908.)
21. *The Structure of Turritopsis Peachi and its Allies.* By F. R. COWPER REED, M.A., F.G.S. Communicated by Dr HORNE, F.R.S. (With a Plate.) Price: to Public, 1s.; to Fellows, 9d. (Issued December 24, 1908.)
22. *Astéries, Ophiures et Échinides de l'Expédition Antarctique Nationale Écossaise.* Par le Dr R. KOEHLER, Professeur de Zoologie à l'Université de Lyon. Présentée par le Dr W. S. BRUCE. (Avec seize Planches.) Price: to Public, 14s.; to Fellows, 10s. 6d. (Issued December 16, 1908.)
23. *On the Fossil Osmundaceæ.* Part III. By R. KIDSTON, LL.D., F.R.S. L. & E., F.G.S., Foreign Mem. K. Mineral. Gesell. zu St Petersburg; and D. T. GWYNNE-VAUGHAN, M.A., F.L.S., Lecturer in Botany, Birkbeck College, London. (Plates I.—VIII.) Price: to Public, 3s. 6d.; to Fellows, 2s. 8d. (Issued January 23, 1909.)

[For Prices of previous Volumes and Parts see page 3 of Cover.]

## Morphologie und Anatomie der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen.

### Morphologie der Vegetationsorgane.

#### Die Hauptachse.

Von der Tracht oder Wuchsform der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen war bisher wenig bekannt. In der Regel hat man sich die sog. Walchien (*Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia*) als baumförmige, habituell an die rezenten Araukarien der Sekt. *Eutacta* erinnernde Holzgewächse vorgestellt (vgl. STERZEL 1918, p. 307), obwohl nicht einmal die paläobotanischen, geschweige denn die botanischen Handbücher nähere Angaben darüber enthalten. GOTHAN (1937, p. 512; vgl. S. 234 in der vorliegenden Arbeit) ist aber kürzlich in bezug auf *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* zu einer recht abweichenden Auffassung gekommen, indem er schreibt:

„Ich möchte ... die Vermutung aussprechen, daß es sich nicht um größere Bäume gehandelt hat, sondern im ganzen um kleinere Sträuchlein, womit allerdings das Bild dieser *Walchia* erheblich von dem abweichen würde, was man sich bisher unter einem ‚Walchiabaum‘ vorgestellt hat.“

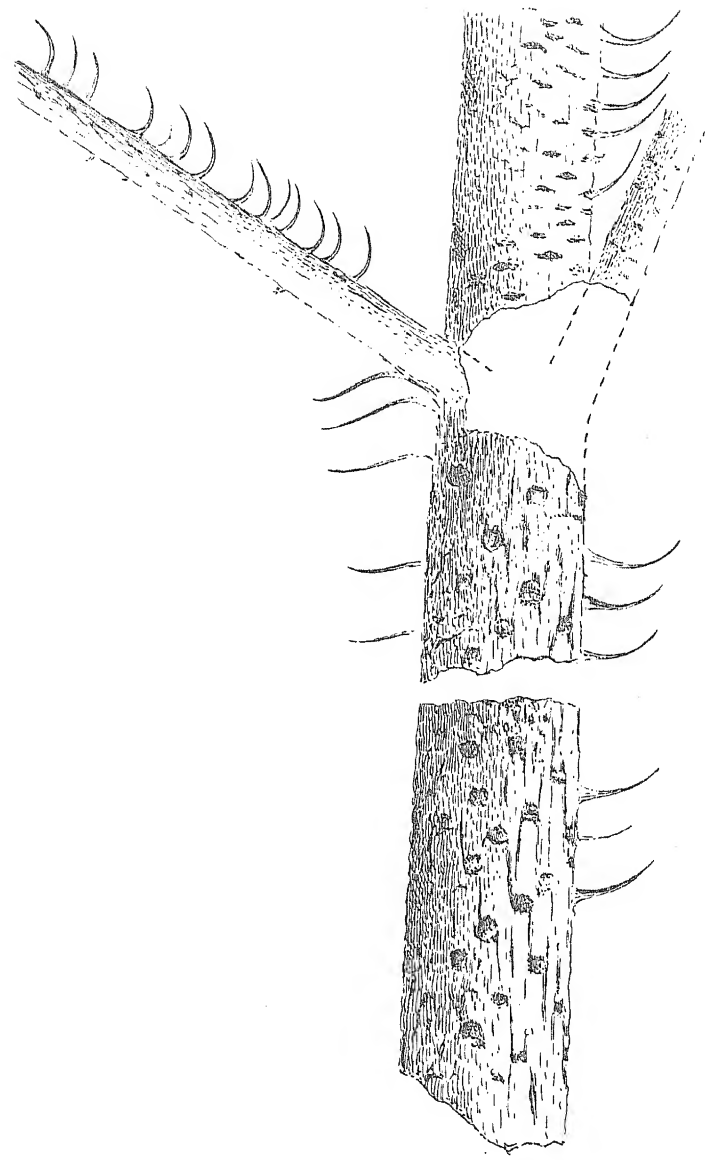
An Hand des in den speziellen Abschnitten beschriebenen Materials soll nun diese Frage — unter besonderer Berücksichtigung der vollständiger als andere Arten bekannten *Lebachia piniformis*, *L. hypnoides*, *Ernestiodendron filiciforme* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* — erörtert werden.

Wie auf Seite 37 ausgeführt wurde (vgl. Taf. IX/X, Abb. 14), ist im Thüringer Wald ein Stück von *Lebachia piniformis* gefunden worden, das den Gipfel einer Hauptachse (= Achse vorvorletzter Ordnung) mit fünfgliedrigem Quirl ausgewachsener, axillärer, lateraler Sproßsysteme unterhalb eines dicken, knospenähnlichen, terminalen Gebildes aufweist (Textabb. 1). Dieses schließt die von einfach gegabelten Laubblättern umhüllten und in ihrer ersten Entwicklung begriffenen lateralen Sproßsysteme des nächstjüngeren Quirls ein, welche ihrerseits die Terminalknospe selbst umgeben. Da die Laubblätter der Hauptachse spiralig gestellt sind, handelt es sich um Scheinquirle. Eine aus Sachsen stammende Sproßpartie derselben Art (S. 40; Taf. XIII/XIV, Abb. 5) trägt in Quirlen angeordnete Äste, die von knotenförmigen Verdickungen der Hauptachse ausgehen. In ganz derselben Weise verhält sich *Lebachia hypnoides*. Das in Abb. 21, Taf. XCV/XCVI (S. 169), dargestellte Exemplar weist nämlich einen Hauptachsengipfel mit einem apikalen Quirl von noch nicht entfaltenen lateralen Sproßsystemen auf, unterhalb welches Quirls ein völlig entfalteter, verzweigter Seitenast sich befindet, der zu dem nächstälteren, zum größten Teil aber nicht erhalten gebliebenen Astquirl gehört. Wahrscheinlich gehört ferner die in Abb. 7, Taf. CXXXIX/CXL (S. 228), photographierte Stammpartie zu *Lebachia*, obwohl dies wegen des schlechten Erhaltungszustandes des Materials nicht zu beweisen ist. Sie trägt einen Quirl von lateralen Sproßsystemen, aus dessen Mitte die Hauptachse hervortritt. Endlich ist sowohl *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* (S. 277; Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 19), das hölzerne walzenförmige Stämme mit mehrgliedrigen Scheinquirlen von Seitenästen umfaßt und mit Rücksicht auf die Art der Beblätterung wahrscheinlich mit *Lebachia* in Beziehung zu bringen ist, als auch die unter *Tylodendron* (e m e n d.) beschriebenen und zu oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen gehörenden, isolierten Achsenmarkkörper und -ausgüsse mit periodischen, den Abgangszonen der Astquirle entsprechenden Anschwellungen (S. 283) zu erwähnen (Textabb. 2).

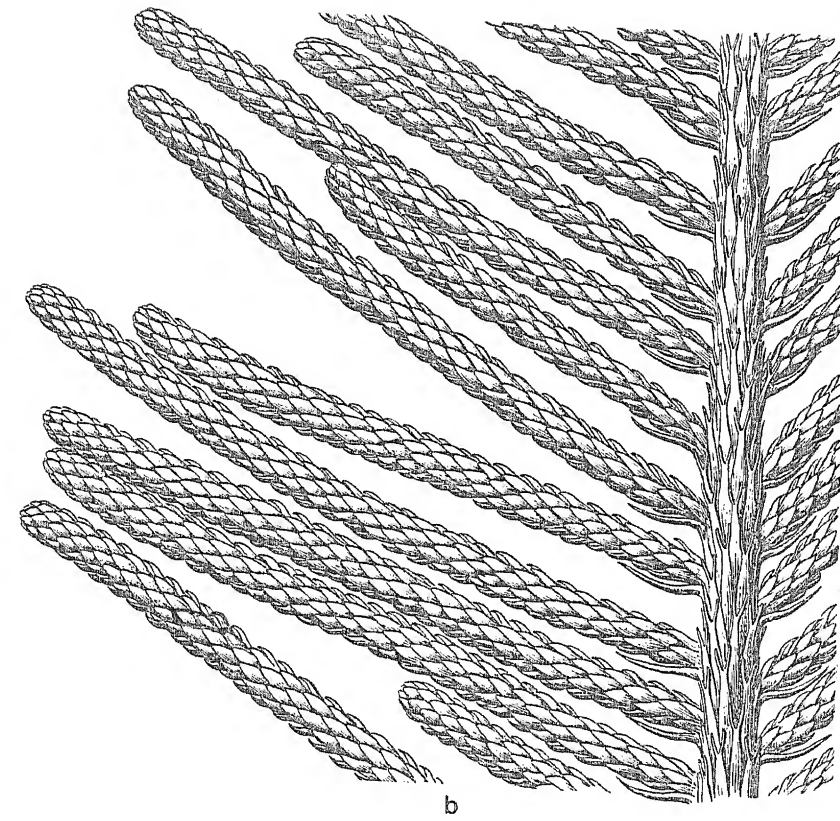
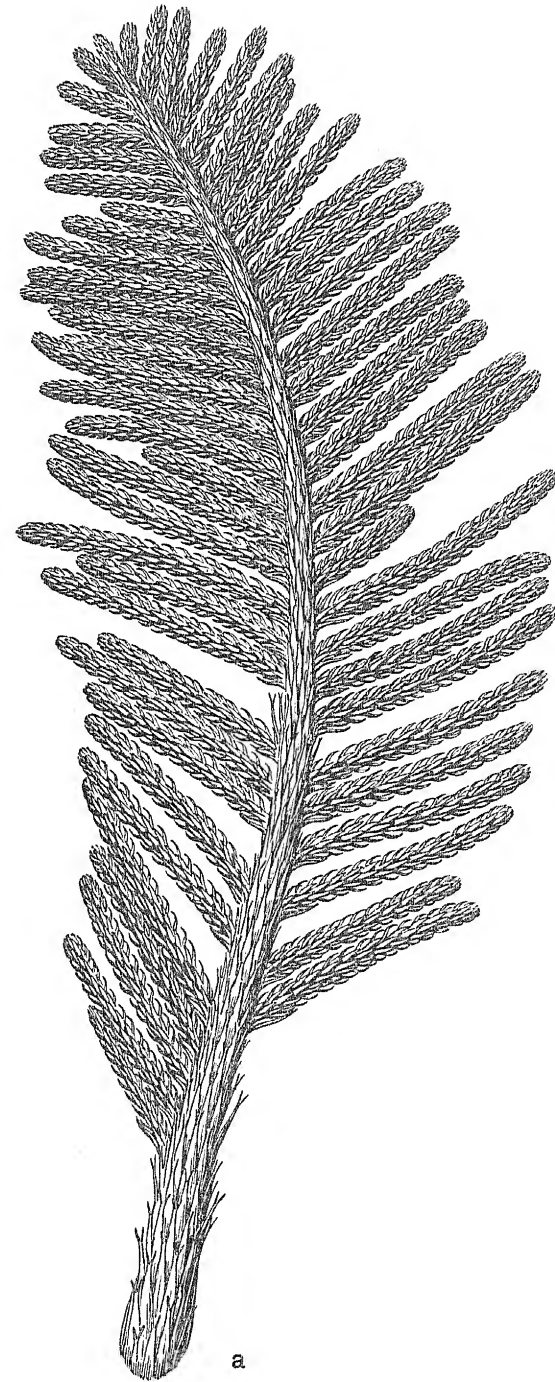


DES O

R. Florin: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perm.



Textabb. 3. Teil einer Hauptachse von *Ernestiodendron filiciforme* mit Basalpartien zweier einem Scheinquirl angehörender Seitenäste (nach Sterzel 1918, Taf. 13, Abb. 126). - 1/1.



Textabb. 4.

a. Laterales Sproßsystem von *Lebachia parvifolia* (vgl. Taf. XXXIX/XL, Abb. 4). - 1/1.

b. Partie eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia Hüneri* (vgl. Taf. XCI/XCII, Abb. 1). - 1/1.

Anm.: In diesen Fällen sind die Sproßsysteme im Vergleich mit den photographischen Abbildungen in umgekehrter Lage rekonstruiert, um die völlige Gleichartigkeit ihrer beiden Seiten zu betonen.

# DIE KONIFEREN DES OBERKARBONS UND DES UNTEREN PERMS

VON  
RUDOLF FLORIN

SECHSTES HEFT

MIT TAFEL CLXVII—CLXXII SOWIE 44 ABBILDUNGEN IM TEXT UND AUF 20 BEILAGEN

## Inhalt.

	Seite
Morphologie und Anatomie der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen	366
Morphologie der Vegetationsorgane . . . . .	366
Die Hauptachse . . . . .	366
Die lateralen Sproßsysteme . . . . .	370
Die Laubblätter . . . . .	377
Anatomie der Vegetationsorgane . . . . .	390
Die Sproßachse . . . . .	390
Bau des Primärholzes . . . . .	390
Bau des Sekundärholzes . . . . .	391
Bau des Markes . . . . .	398
Die Rinde mit den Blattbasen . . . . .	400
Die Laubblätter . . . . .	401
Innerer Bau . . . . .	401
Epidermisstruktur . . . . .	402
Morphologie der Reproduktionsorgane . . . . .	415
Verteilung der Geschlechter . . . . .	415
Stellung der weiblichen Zapfen . . . . .	418
Stellung der männlichen Zapfen . . . . .	423
Morphologie der weiblichen Zapfen und der Samenanlagen . . . . .	425
Morphologie der männlichen Zapfen, einschließlich der männlichen Reproduktionsorgane der <i>Cordaitales</i> . . . . .	434
Morphologie der Mikrosporen . . . . .	449
Anatomie der Reproduktionsorgane . . . . .	453
Die weiblichen Zapfen . . . . .	453
Die männlichen Zapfen . . . . .	455
Tafel-Erklärungen zu Tafel CLXVII—CLXXII . . . . .	63

Strauch hervorrufen. Bäume im eigentlichen Sinne sind, wie TROLL hervorhebt, durch den Besitz eines mehr oder weniger langen Stammes und einer aus dessen Verzweigung hervorgehenden Astkrone verschiedener Form ausgezeichnet, während der strauchartige Wuchs durch die mangelnde Gliederung des Vegetationskörpers in Stamm und Krone entsteht. Übergangsformen kommen vor; diese betreffen aber namentlich Bäume von sympodialelem Aufbau. Der monopodiale und wahrscheinlich monokormische, vor allem durch regelmäßig etagierte Beastung gekennzeichnete Aufbau der Hauptachse bei den „Walchien“ läßt sich nur mit der Annahme vereinbaren, daß diese fossilen Koniferen echte Bäume darstellten.

Wie hoch sie waren, wissen wir nicht. Man hat zwar angenommen, daß die großen, aus dem Rotliegenden der Gegend von Chemnitz in Sachsen stammenden Araukaritenstämme zu Walchien gehört haben (STERZEL 1918), aber der Zusammenhang ist nicht bewiesen (vgl. S. 283 in der vorliegenden Arbeit). Die einzigen, sicher hierhergehörigen Stammstücke — sie sind unter dem Namen *Walchiopremnon* von mir beschrieben — erreichen einen Durchmesser von nur etwa 10 cm. Die Markkörper von *Tylodendron* weisen entsprechende Dimensionen auf. Man kann daher bis auf weiteres vermuten, daß die genannten *Lebachia*-, *Ernestiodendron*- und *Walchia*-Arten im allgemeinen schlankstämmige und nicht sehr hohe Bäume gewesen sind. Daß aber Unterschiede in dieser Beziehung zwischen verschiedenen Arten vorhanden gewesen sind, geht aus der ungleich kräftigen Ausbildung der Seitenäste bei verschiedenen Arten hervor. Extreme Fälle sind einerseits *Lebachia piniformis*, *L. speciosa*, *L. Hirmeri*, *Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*, *W. (Lebachia?) Bertrandii*, *W. (Lebachia?) Whitei* und *W. (Ernestiodendron?) germanica*, die mehr oder weniger kräftigen Wuchs zeigen, andererseits *Lebachia Goeppertiana*, *L. hypnoides*, *Walchia (Lebachia?) minuta*, *W. (Lebachia?) stricta*, *W. (Lebachia?) Carpentieri* und *W. (Lebachia?) Dawsoni* mit schwächeren Sproßsystemen. Eine Reihe von anderen Arten vermitteln zwischen diesen Extremen. Partien von Hauptachsen sind zwar bisher nur in wenigen Fällen nachgewiesen. Die Einheitlichkeit in der Art der Verzweigung, die die lateralen Sproßsysteme veranschaulichen, läßt aber vermuten, daß baumförmiger Wuchs innerhalb der genannten Koniferengattungen die Regel gewesen ist.

Was den Aufbau der Krone betrifft, so beruht er auf der Art der Verzweigung der Seitenäste und soll daher erst unten erörtert werden.

Aus diesen Ausführungen ergibt sich, daß die „Walchien“ in ihrer Wuchsform nicht unbeträchtlich von den paläozoischen Cordaiten abgewichen sind, da bei diesen die regelmäßige Verzweigung der Hauptachse durch in Scheinquirlen angeordnete, etwa gleichstarke Äste fehlte. Nach GRAND'EURY (1877, p. 263) war nämlich die Verzweigung der Cordaiten stets unregelmäßig. Die Seitenachsen erster Ordnung waren bei ihnen ungleich entwickelt und meist weit voneinander entfernt. Ferner richteten diese sich weit stärker auf als bei den betreffenden oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen. Als sie vereinzelt in Scheinquirlen auftraten, zeigten sie sich sehr ungleich stark ausgebildet. Da die Verzweigung der Hauptachse außerdem im unteren Teil der mehr oder weniger hohen Bäume weitgehend unterdrückt war, so ergab sich daraus eine ausgeprägte Kronenbildung.

Nach der Darstellung GRAND'EURY's würde ein weiterer Unterschied gegenüber den „Walchien“ darin liegen, daß bei den Cordaiten die Seitenknospen erst in einiger Entfernung oberhalb ihrer Tragblätter saßen, womit auch der Befund RENAULT's (1896 a, pp. 91, 98) an *Metacordaites Rigolloti* RENAULT in Einklang steht. GRAND'EURY hat diese Erscheinung sowohl im Text betont als auch durch zahlreiche Zeichnungen erläutert. Was die letzteren betrifft, so bekommt man häufig den Eindruck, als ob die Seitenachsen extraaxillär entstanden wären und den großen Laubblättern in ihrer Stellung entsprächen, was als eine primitive Verzweigungsart aufgefaßt werden müßte. Wie es sich wirklich damit verhält, ist aber nicht ganz klar. Nach MASLEN

(1911, p. 409) und SCOTT (1918, p. 442) war die Verzweigung bei den daraufhin untersuchten Arten der Gattung *Mesoxylon* SCOTT et MASLEN echt axillär, und dasselbe gilt für die Gattung *Poroxylon* RENAULT (vgl. SCOTT 1923, p. 244). Beide gehören den *Cordaitales* an. Außerdem ist anzuführen, daß bei den Cordaiten sowohl die weiblichen als auch die männlichen Blüten (Schuppenkomplexe) in der Achsel von Tragblättern gefunden worden sind. Ich neige deshalb der Ansicht zu, daß axilläre Verzweigung auch die *Cordaitales* durchweg gekennzeichnet hat.

Es wäre von Interesse, hier auch die oberpermischen Koniferengattungen *Walkomiella* FLORIN<sup>1)</sup>, *Ullmannia* GOEPPERT und *Pseudovoltzia* FLORIN sowie die triassischen Koniferengattungen *Voltzia* BRONGNIART und *Albertia* SCHIMPER zum Vergleich mit den „Walchien“ heranzuziehen, aber diese scheinen bisher mit Rücksicht auf die Verzweigung der Hauptachse gänzlich unbekannt zu sein.

Über die Wuchsform der sonstigen in Frage kommenden Koniferengattungen bzw. an Koniferen erinnernden Gattungen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm läßt sich wenig sagen, da Partien der Hauptachse der zu ihnen gehörenden Arten noch unbekannt sind. Während ich mit Rücksicht auf die Gestalt und Verzweigung ihrer lateralen Sproßsysteme vermute, daß *Carpentieria* und *Paleotaxites* gleichfalls durch baumförmigen Wuchs und etagierte Beastung einer monopodialen Hauptachse gekennzeichnet waren, deutet das Material von *Buriadia*, *Lecrosia* und *Paranocladus* vielleicht mehr abweichende und weniger spezialisierte Gestaltungs- und Verzweigungsverhältnisse an. Daß diese Gattungen Holzgewächse umfassen, ist zwar eindeutig. Wie die Art der Verzweigung derjenigen Mutterachsen gewesen ist, die ihre fossil erhaltenen lateralen Sproßsysteme getragen haben, muß aber in Ermangelung an geeignetem Material dahingestellt bleiben.

### Die lateralen Sproßsysteme.

Mit Rücksicht auf die Art der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme können zwei Haupttypen unter den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen (bzw. den wahrscheinlich zu den Koniferen gehörenden paläozoischen Gymnospermen) unterschieden werden, die wir die *Walchia*- und *Buriadia*-Typen nennen wollen. Der *Walchia*-Typus ist für die Gattungen *Lebachia* (Textabb. 4 a), *Ernestiodendron* (Textabb. 5), *Walchia* (Textabb. 4 b und 6) und *Carpentieria* (Textabb. 7) charakteristisch, während der *Buriadia*-Typus die Gattungen *Buriadia* (Textabb. 11), *Paranocladus* (Textabb. 12) und *Lecrosia* kennzeichnet. *Paleotaxites* schließt sich am nächsten jener Gruppe an, soll aber aus gewissen Gründen für sich behandelt werden.

Der *Walchia*-Typus entspricht völlig dem von GOEBEL (1928, p. 6) charakterisierten „Araukaroid“, d. h. demjenigen sehr ausgeprägten Typ von lateralen Sproßsystemen, die unter den rezenten Pflanzen besonders von *Araucaria excelsa* bekannt ist, aber in modifizierter Form auch außerhalb der Koniferen in ganz anderen Abteilungen des Pflanzenreichs sich findet. Es handelt sich um Sprosse erster (vorletzter) Ordnung, die, obwohl mit allseitwendigen, also radiär verteilten, verhältnismäßig kleinen Blättern bekleidet, Seitenzweige nur streng zweizeilig in einer Ebene erzeugen. Diese wedelförmigen Sproßsysteme stellen ein häufig angeführtes Beispiel für stabile Induktion der Wuchsrichtung dar.

<sup>1)</sup> Professor Dr. L. EMBERGER in Montpellier hat mich kürzlich darauf aufmerksam gemacht, daß der von mir für die australische oberpermische Konifere „*Brachyphyllum*“ *australe* O. FEISTM. (FLORIN 1940 a) vorgeschlagene neue Gattungsname *Walkomia* schon von SCHUSTER (1931, p. 256) eingeführt worden ist, und zwar für eine vermutete fossile Cycadacee aus Tasmanien. Dies ist mir bisher entgangen, wie übrigens auch Dr. A. B. WALKOM (Sydney) selbst, mit dem ich wegen der Benennung der betreffenden Konifere korrespondiert habe. *Walkomia* FLORIN ist also nach den Nomenklaturregeln ungültig. Ich schlage deshalb den Gattungsnamen *Walkomiella* n. nom. vor. „*Walkomia*“ *australis* soll also *Walkomiella australis* (O. FEISTM.) n. comb. benannt werden.



Wie Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 zeigen, bildeten die Glieder eines Quirls von Seitensprossen bei *Lebachia* anfangs einen sehr spitzen Achsenwinkel und waren fast senkrecht nach oben gerichtet. Der Winkel vergrößerte sich aber sehr rasch. Die Achsen erster Ordnung wurden dabei abstehend bis gespreizt. Die Maximalgröße des Achsenwinkels dürfte sowohl bei *Lebachia* als auch bei *Ernestiodendron* 90° betragen haben. Die im Wachstum begriffenen Seitensprosse erster (vorletzter) Ordnung blieben anfänglich unverzweigt<sup>2)</sup>, worauf die Anlagen der Sprosse zweiter (letzter) Ordnung in den Achseln mehr oder weniger zahlreicher flankenständiger Blätter erschienen und alsbald zur Ausbildung gelangten. Wie bei *Araucaria* wuchsen sie mehr oder weniger in die Länge, blieben aber in der Regel unverzweigt. Die flachen, plagiotropen lateralen Sproßsysteme der „Walchien“ bestanden also normal aus je einem kräftigen Seitenast erster (vorletzter) Ordnung mit in zwei Reihen rechts und links angeordneten, meist alternierenden, seltener zu je zweien auf derselben Höhe auftretenden Seitensprossen zweiter (letzter) Ordnung: ein dorsiventraler Aufbau, den schon der jüngste ausgewachsene Astquirl der Hauptachse in Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 aufweist. Die beiden Flanken waren durchgehends gleichartig ausgebildet. In welchem Grade die Dorsiventralität der Achse erster Ordnung sich in der Massenverteilung ihrer Rücken- und Bauchseite ausgedrückt hat, ist dagegen noch unbekannt. Auf die Anordnung der Blätter ist kein derartiger Einfluß bemerkbar.

Was die gegenseitige Entfernung der Quirle von Seitenachsen erster Ordnung bei den „Walchien“ betrifft, so dürfte diese innerhalb gewisser Grenzen schwankend gewesen sein, und zwar nicht nur beim Vergleich der verschiedenen Gattungen, sondern auch schon bei den einzelnen Arten und Individuen. Ausgeprägtere Unterschiede in dieser Beziehung haben höchstens nur solche Arten gezeigt, deren Wuchs sehr verschieden kräftig war. Es sei in diesem Zusammenhang auf die ungleiche Gesamtlänge der Seitenäste bei verschiedenen Arten aufmerksam gemacht.

Die Lebachien, *Ernestiodendron*-Formen und Walchien im engeren Sinne weisen ziemlich große Übereinstimmung in bezug auf die Entfernung der Seitenzweige letzter Ordnung von der Basis ihrer Mutterachse auf, obwohl auch hier Unterschiede je nach der Stärke der Sprosse bei verschiedenen Arten vorhanden gewesen sein mögen. So dürfte der basale zweiglose Teil der lateralen Sproßsysteme bei *Lebachia piniformis* meist einige Zentimeter länger als bei *L. hypnoides* gewesen sein. Ausnahmsweise, wie bei dem in Abb. 1, Taf. VII/VIII, dargestellten Sproßsystem jener Konifere, trat ein Seitenzweig zweiter (letzter) Ordnung vereinzelt in der Nähe der Basis ihrer Mutterachse auf, blieb aber dann wahrscheinlich stets sehr kurz.

Ähnlich gleichmäßig erscheint bei den „Walchien“ (im weiteren Sinne) das Verhältnis der Dicke und Länge der Sprosse vorletzter und letzter Ordnung. Die durch die fossilen Reste veranschaulichte Sproßfolge ist durch einen bestimmten Grad der Abstufung und Dicke der Achsen, auch einschließlich der Beblätterung, charakterisiert, indem diejenigen letzter Ordnung durchschnittlich weit dünner als ihre Mutterachse sind. Am größten ist dieser Unterschied im basalen und mittleren Teil jedes lateralen Sproßsystems. Er gleicht sich erst weiter distalwärts einigermaßen aus.

Die Zahl der auf dem unverzweigten Basalstück der Achse erster (vorletzter) Ordnung folgenden Achsenglieder, oder mit anderen Worten, die Zahl der Seitenzweige letzter Ordnung je Sproßsystem ist meist groß, aber bei jeder Art innerhalb gewisser Grenzen veränderlich. Bei den Lebachien erreichte sie, soweit bekannt, an jeder Flanke etwa 20—60 und bei *Ernestiodendron* ca. 50. Die größte Anzahl ist bei *Lebachia hypnoides* gefunden (ca. 60). Für *Araucaria excelsa* gibt BURTT (1899, p. 57) die entsprechende Zahl auf 120 an. In der Regel ist jeder Seitenzweig weit länger als das entsprechende Glied seiner Mutterachse. Am ausgeprägtesten tritt dieses Verhältnis in den mittleren Regionen der Seitenäste hervor. Auf die basalen kürzeren

<sup>2)</sup> Ganz unverzweigte Sprosse erster Ordnung (Schlangensprosse), wie sie ausnahmsweise bei *Araucaria excelsa* vorkommen (CHALON 1912, p. 232), sind bei den paläozoischen Koniferen vom *Walchia*-Typ unbekannt.

Seitenzweige zweiter Ordnung folgen also meist weit längere, und erst weiter apikalwärts hört die Längenzunahme auf; die Länge der Seitenzweige nimmt dort wiederum, und zwar meist rasch, ab. Außerdem ist zu erwähnen, daß die maximale und durchschnittliche Länge und Dicke der Seitenzweige zweiter Ordnung bei verschiedenen Arten der genannten Gattungen je nach der Stärke der Sproßsysteme verschieden sind. Die Achsen- und Neigungswinkel dieser Seitenzweige schwanken innerhalb recht weiter Grenzen. In der mittleren Region eines lateralen Sproßsystems sind die Seitenzweige meist abstehend bis fast gespreizt. Distalwärts kann der Achsenwinkel etwa unverändert bleiben oder manchmal kleiner werden. Unverändert, oder fast so, ist sie meistens bei *Ernestiodendron* und den wahrscheinlich zu dieser Gattung gehörenden *Walchia*-Arten, aber auch im allgemeinen bei den Lebachien. Häufig erscheinen die Seitenzweige gerade; in anderen Fällen aber biegen sie sich in der Ebene ihrer Mutterachse entweder so, daß ihre Spitze stärker gegen die der Mutterachse gerichtet wird oder umgekehrt. Im letzteren Falle kann man öfter von schwach „hängenden“ Seitenzweigen sprechen. Solche fehlen jedoch stets der distalen Region der lateralen Sproßsysteme.

Hieraus geht hervor, daß man in bezug auf die lateralen Sproßsysteme der „Walchien“ (im weiteren Sinne) von einer mesotonen Förderung in der seitlichen Verzweigung sprechen kann, während die meisten rezenten Koniferen hier Akrotonie aufweisen sollen (TROLL 1937, pp. 606, 613).

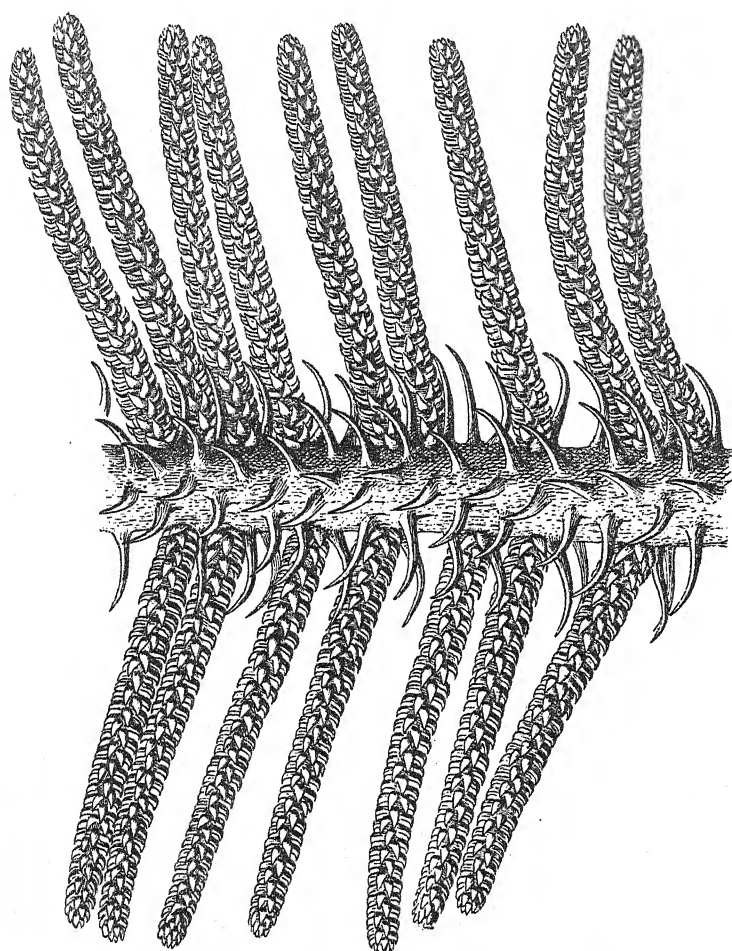
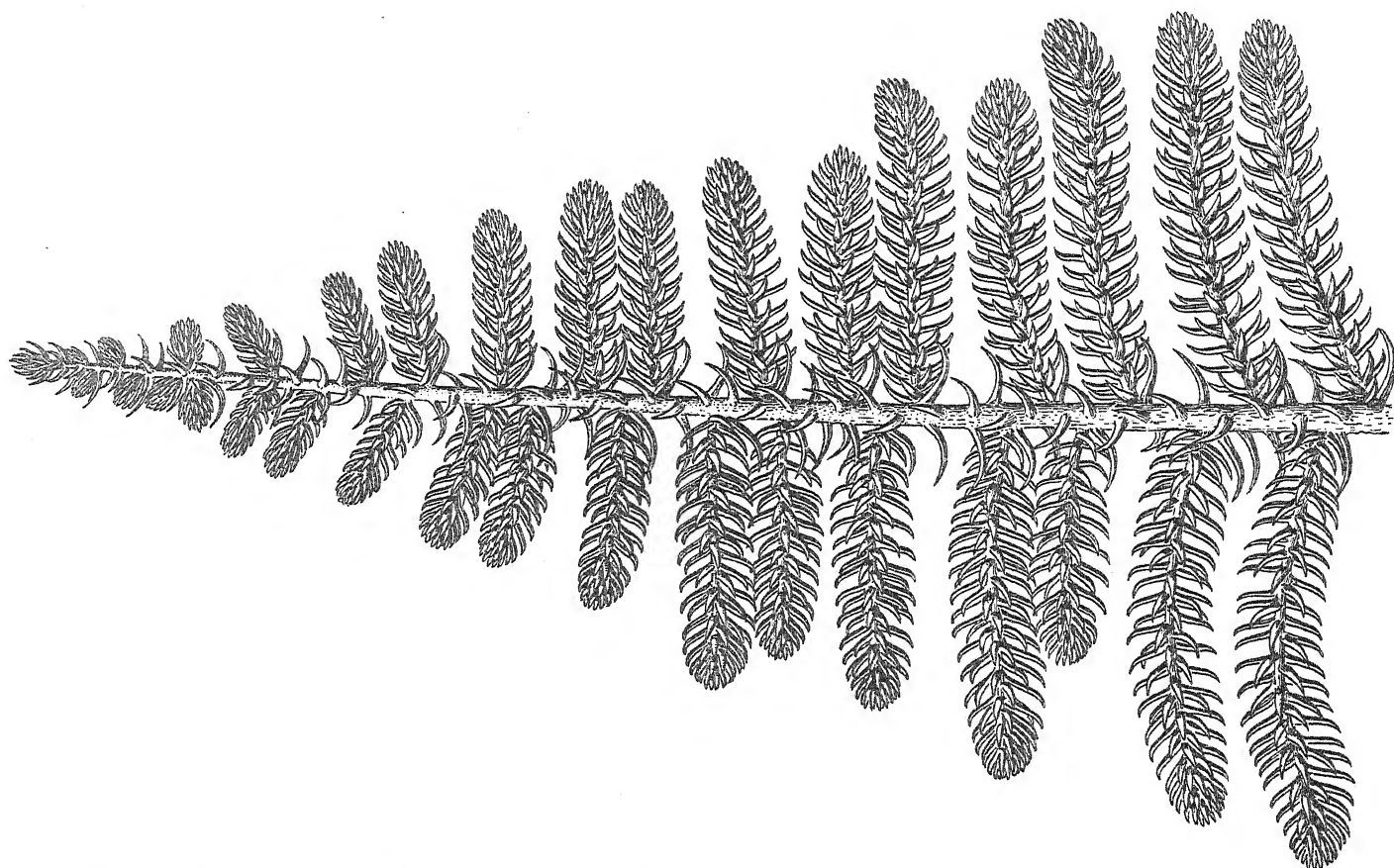
Knospen, die, wenn im Leben verblieben, zu Seitenzweigen zweiter Ordnung ausgetrieben wären, sind in einigen Fällen gefunden worden:

- Lebachia piniiformis* var. *magnifica* — Taf. XXIX/XXX, Abb. 5
- „ *laxifolia* — Taf. LXIII/LXIV, Abb. 12 und 14
- Ernestiodendron filiciforme* — Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 23
- Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii* — Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 17
- „ (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* — Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 11
- „ ( „ ?) *germanica* — Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 14

Auch die seitlichen Knospen dieser fossilen Koniferen treten wie bei den heutigen Araukarien im allgemeinen nur undeutlich als Einheiten hervor, was mit der Beschaffenheit ihrer Deckelemente zusammenhängt (vgl. SCHULZE 1934, p. 39). Unter den abgebildeten Fällen sind die Knospen von *Lebachia laxifolia* mit ihrer schmal konischen Gestalt am ausgeprägtesten. Im Vergleich mit ihnen sind diejenigen von *L. piniiformis* var. *magnifica* weit größer und dicker, fast kugelig bis ellipsoidisch. Auf ihre Deckelemente werde ich bei Besprechung der Blattformen zurückkommen. Es sei bemerkt, daß Gestalt und Größe der Knospen bei verschiedenen Arten offenbar verschieden sind und daher für die Artunterscheidung in Betracht kommen könnten. Leider kennt man sie aber bisher nur bei wenigen Arten. Die „Walchien“ zeigen durchgehends dachige Knospenbildung, d. h. die Deckelemente greifen mit den Rändern übereinander und bedecken sich gegenseitig.

HOLTHUSEN (1940, p. 593) hat festgestellt, daß im allgemeinen bei den Koniferen (einschließlich der Araukarien) die makroskopisch leeren Blattachsen der Seitentriebe niemals embryonale Zellen bzw. ein Achselmeristem enthalten. Wahrscheinlich haben die „Walchien“ sich ebenso verhalten.

Wir haben oben die „normale“ Verzweigung der lateralen Sproßsysteme bei den „Walchien“ geschildert, die u. a. dadurch gekennzeichnet war, daß die axillären Seitensprosse zweiter Ordnung unverzweigt blieben. Bei einigen Arten, nämlich *Lebachia Goeppertiana* (Taf. XLV/XLVI, Abb. 1), *L. laxifolia* (Taf. LV/LVI, Abb. 5—6), *L. speciosa* (Taf. LXIX/LXX, Abb. 2), *L. hypnoides* (Taf. XCIX/C, Abb. 3 und 5, Textabb. 8 b) und *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 1), verzweigen sich ausnahmsweise entweder einzelne oder fast alle Seitenachsen zweiter Ordnung eines lateralen Sproßsystems fiederartig, d. h. es werden axilläre, flankenständige Seitensprosse dritter Ordnung erzeugt, wodurch das Verzweigungssystem stark kompliziert wird. Bei dem in Abb. 3, Taf. XCIX/C (vgl. Schema in Textabb. 8 b), dargestellten lateralen Sproß-

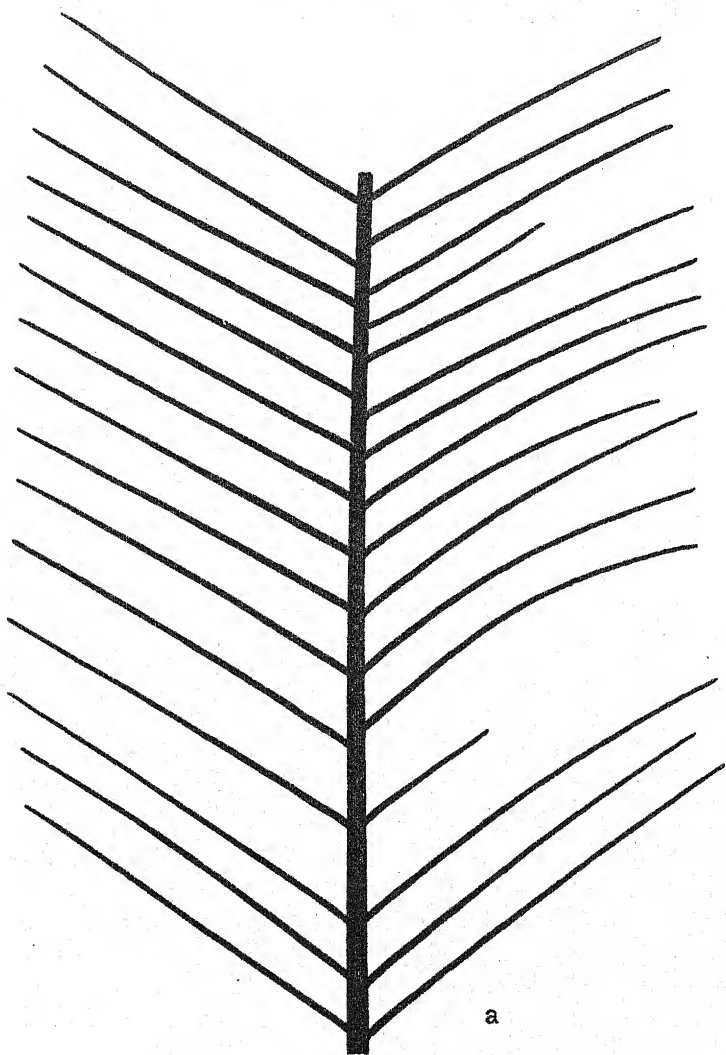


Textabb. 5. Wiederherstellung einer Partie eines kräftigen lateralen Sproßsystems von *Ernestiodendron filiciforme* (vgl. Taf. CXI/CXII, Abb. 10). — 1/4.

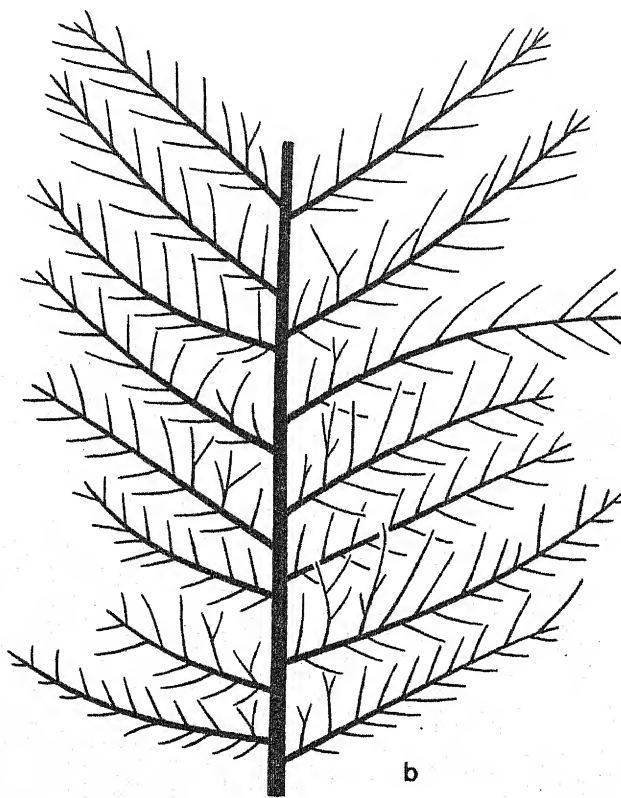
Textabb. 6. Wiederherstellung vom apikalen, im Wachstum begriffenen Teil eines lateralen Sproßsystems von *Walechia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* (vgl. Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 11). — 1/1.



Textabb. 7. Wiederherstellung einer Partie eines lateralen Sproßsystems von *Carpentaria frondosa* mit spiralig angeordneten Gabelblättern (vgl. Taf. CLXI/CLXII, Abb. 6). — 3/2.



a



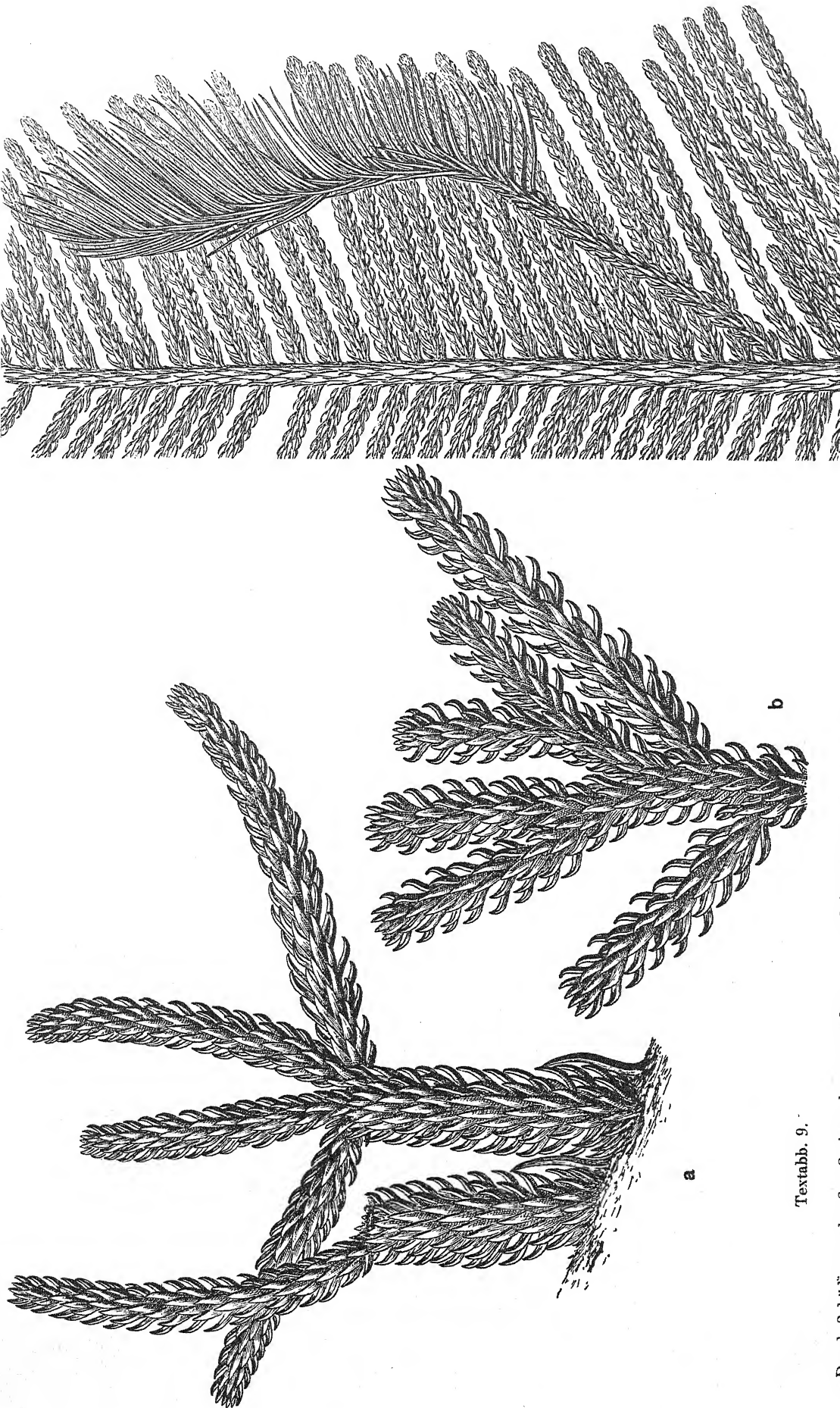
b

Textabb. 8.

- a. Schema der Verzweigung eines normalen, einfach „fiederartigen“ lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* in seinem mittleren Teil (vgl. Taf. CIII/CIV, Abb. 14). — 1/1.
- b. Schema der Verzweigung eines doppelt (zum Teil sogar dreifach) „fiederartigen“ lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* in seinem mittleren Teil (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 3). — 1/1.







Textabb. 9.

a. Durch Schädigung der Sproßspitzen hervorgerufene anomale Verzweigung zweier Seitenzweige zweiter Ordnung, die einem lateralen Sproßsystem von *Lebachia piniformis* angehören (vgl. Taf. VII/VIII, Abb. 2). — 2/1.

b. Spitzenregion eines anomalen, sonst durch axilläre Verzweigung gekennzeichneten lateralen Sproßsystems von *Lebachia larifolia*, das kurz vor dem Aufhören des Zuwachses zur isotomen, flabellaten Dichotomie übergegangen ist (vgl. Taf. LXIII/LXIV, Abb. 1). — 5/1.

Textabb. 10. Partie eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia parvifolia* mit Gallensproß (Wiederherstellung nach Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 12). — 1/1.



system von *Lebachia hypnoides* finden sich sogar einzelne kurze Seitenachsen vierter Ordnung. Die Verzweigung ist hier in der basalen Region der Seitenachsen zweiter Ordnung am stärksten. Bemerkenswert ist, daß die verzweigten Seitenachsen dritter Ordnung ausschließlich auf der akroskopen Seite der Muttersprosse auftreten und daß ihre Verzweigung gabeligen Charakter vortäuscht. Diese Erscheinung erinnert äußerlich an die Verzweigungsverhältnisse gewisser Cupressaceen. Nach TROLL (1937, p. 613) verästeln sich aber die Seitenprosse dieser Koniferen vorzugsweise in der Mediane und zeigen Epitonie in der Verzweigung der Achsen vorletzter Ordnung. Bei *Lebachia hypnoides*, wo die Verzweigungsebene horizontal orientiert liegt, handelt es sich statt dessen um eine Förderung der akroskopen Flanke. Inwieweit derartige Sproßsysteme die Tendenz gezeigt haben, in einer ganz bestimmten Region des Baumes aufzutreten oder zu fehlen, läßt sich nicht sicher sagen (vgl. unten). Entweder traten die Seitensprosse dritter Ordnung nur am Ende ihrer Mutterachse auf (*Lebachia speciosa*, *Ernestiodendron filiciforme*), oder auch die Achsen zweiter Ordnung trugen ihrer ganzen Länge nach Seitensprosse (*Lebachia Goeppertiana*, *L. hypnoides*). Im Gegensatz zu den Seitenästen der betreffenden Sproßsysteme war das unverzweigte Basalstück der Achsen zweiter Ordnung im letzteren Falle sehr kurz und nicht länger als die darauffolgenden Glieder. In diesem Zusammenhang sei an einen Befund von GOEBEL (1908, p. 90) erinnert. Nach Entfernung des Vegetationspunktes an einem Seitensproß erster Ordnung von *Araucaria excelsa* bildete sich ein neuer Seitentrieb zweiter Ordnung zu einem wedelförmigen Sproßsystem aus und nahm also die Eigenschaften seines Muttersprosses an. Was die „Walchien“ betrifft, so ist es aber zweifelhaft, ob die doppelt-fiederartige Verzweigung in sämtlichen soeben genannten Fällen auf äußere Reize zurückgeführt werden können.

Während die soeben besprochene Erscheinung bei gewissen paläozoischen Koniferen wenigstens in dem Sinne als normal zu bezeichnen ist, daß die Verzweigung der Achsen zweiter Ordnung in ähnlicher Weise wie die ihrer Muttersprosse erfolgte, sind andererseits einige Fälle in dem erhaltenen Material beobachtet, wo anomale, durch irgend eine Art von Schädigung hervorgerufene Verzweigung von Seitensprossen stattgefunden hat. Bei dem in Abb. 2, Taf. VII/VIII, und Textabb. 9 a dargestellten lateralen Sproßsystem von *Lebachia piniformis* war das Wachstum der Seitenachsen zweiter Ordnung in der etwa halbwegs nach der Spitze ihrer Mutterachse zu gelegenen Region ins Stocken geraten, und erst weiter distalwärts erreichten diese ihre normale Länge. Außerdem sind zwei Seitensprosse zweiter Ordnung geschädigt gewesen, wonach der eine durch seine scheinbare Dichotomie vier dicht aneinander gestellte Seitensprosse dritter Ordnung und der andere einen einzelnen Sproß erzeugte. Allem Anschein nach entwickelten sich diese anomalen Seitenzweige aus kleinen Knospen, die in Blattachsen nachträglich aufgetreten waren. Bei dem in Abb. 2, Taf. XI/XII, photographierten Sproßsystem wurde die Spitze der Achse erster Ordnung selbst geschädigt, worauf zwei benachbarte Sprosse zweiter Ordnung sich nach Art ihrer Mutterachse durch flankenständige Seitensprosse (dritter Ordnung) verzweigten. Ein etwa ähnlicher Fall liegt wahrscheinlich auch für *Lebachia laxifolia* vor (Taf. LXI/LXII, Abb. 1), obwohl nur ein einziger Seitensproß zweiter Ordnung sich verzweigt hat. In Textabb. 9 b (vgl. Abb. 1, Taf. LXIII/LXIV) dagegen, die ein anderes laterales Sproßsystem der letztgenannten Art darstellt, war die distale Region der Seitenachse erster Ordnung plötzlich zur isotomen, flabellaten (vgl. TROLL 1934, p. 99) Dichotomie übergegangen. Später gabelten sich auch die resultierenden, gleich starken Gabelzweige je einmal isotom. Im Gegensatz zu den hier also durch Gabelung gebildeten Seitenzweigen zweiter Ordnung, die sonst völlig mit den zuvor an demselben Sproßsystem axillär entstandenen Zweigen der gleichen Ordnung übereinstimmten, blieben die durch die zweite Gabelung entstandenen sämtlich unverzweigt. Isotome flabellate Dichotomie scheint endlich auch die in Abb. 18, Taf. CXLI/CXLII, photographierte, anomal entwickelte Seitenachse erster Ordnung von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* gekennzeichnet zu haben. Wenn ich hier von Dichotomie spreche, so beruht dies nur auf dem äußeren Eindruck, da die Entwicklungsgeschichte der Sproß-



spitze in fossilem Material nicht bekannt sein kann. Das Aussehen und das gegenüber dem der normalen Seitenzweige zweiter Ordnung abweichende Verhalten der vermuteten Gabelzweige machen es aber wahrscheinlich, daß das Wachstum im Sproßscheitel tatsächlich aufgehört und aus zwei neu entstandenen Scheitelpunkten in einer für die Pflanze atypischen Weise von neuem eingesetzt hat (vgl. TROLL 1937, p. 465).

Endlich sind gewisse bei *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 3, Taf. XXIX/XXX, Abb. 8, Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 4) und *L. parvifolia* (Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 12, und Textabb. 10) (vgl. Taf. CLI/CLII, Abb. 37—38) gefundene, wahrscheinlich als Gallensprosse (organoide Gallen) zu deutende Seitenzweige zweiter Ordnung zu erwähnen. Sie treten nur selten und vereinzelt unter normalen Seitenzweigen auf und sind vorzugsweise durch ihre von der normalen erheblich abweichende, an die der Hauptachse und der kräftigeren Seitenachsen erster Ordnung erinnernde Beblätterung gekennzeichnet. Bemerkenswert ist auch die bei ihnen eingetretene Symmetrieänderung, wodurch ihre Blätter häufig nach der gleichen Seite gerichtet sind. Nach GOEBEL (1928, p. 576) beruht die abweichende Gestaltung der Gallensprosse im allgemeinen auf einer durch äußeren Reiz verursachten Stoffanhäufung. Diese ruft Symmetrieveränderungen im Sproßscheitel hervor, die zu abweichenden Gestaltungsverhältnissen führen. Bei *Lebachia piniformis* wird noch eine andere Art von „Gallen“ angetroffen (Taf. XIII/XIV, Abb. 19 u. 21), die an sonst normalen Seitenzweigen zweiter Ordnung gesessen haben. Sie sind auf S. 41 beschrieben und bedürfen keiner weiteren Erörterung. Für die Deutung der betreffenden Gebilde als Gallen spricht der Umstand, daß die Koniferen auch jetzt noch eine auffallende Rolle als Gallenwirte spielen.

Wir knüpfen nunmehr an die Ausführungen über die Tracht oder Wuchsform der „Walchien“ an, für welche die Gestaltungs- und Verzweigungsverhältnisse der lateralen Sproßsysteme von größter Bedeutung sind. Bei der Durchsicht des gesamten Materials vom *Walchia*-Typ fällt die große Einförmigkeit ihrer Wuchsform auf, woraus hervorgeht, daß trotz ihres Artreichtums die Tracht der Walchienbäume verhältnismäßig starr und fixiert gewesen ist. Bemerkenswert ist vor allem die strenge Amphitonie der lateralen Verzweigungssysteme, von der auch nicht eine Ausnahme unter den Tausenden von Exemplaren nachgewiesen werden konnte. Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der etagierten Bestattung der Hauptachse liegt es daher nahe zu vermuten, daß *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia* und wohl auch *Carpentaria* durch eine Wuchsform charakterisiert gewesen sind, die sehr an die der rezenten *Araucaria excelsa* erinnert (vgl. WIELAND 1935, Taf. 32, Abb. 1—3). Wahrscheinlich haften die Seitenäste so lange dem schlanken Stamme an, daß eine derartig stark ausgeprägte Kronenbildung wie bei gewissen rezenten *Araucaria*-Arten der Sekt. *Colymbea* gefehlt hat.

In ihrer Tracht müssen die „Walchien“ von den Cordaiten stark verschieden gewesen sein. Zu dem, was über die Verzweigung der Hauptachse schon gesagt ist, ist hier auf die unregelmäßige und spärliche Verzweigung der Seitenachsen bei diesen aufmerksam zu machen.

Die lateralen Sproßsysteme bei den rezenten Araukarien der Sekt. *Eutacta* zeigen eine mit dem Alter der Pflanze allmählich einsetzende Komplikation der Verzweigung, indem auch die Seitensprosse zweiter Ordnung zweizeilig angeordnete Seitenzweige erzeugen. Die Funde von einzelnen solchen doppelt-fiederartig verzweigten Sproßsystemen im fossilen Material deuten darauf hin, daß die „Walchien“ eine ähnliche Sproßentwicklung durchgemacht haben. Wenn richtig, würde das bedeuten, daß vielleicht sogar die meisten der als Fossilien erhaltenen, einfach-fiederartig verzweigten Sproßsysteme nicht direkt an Hauptachsen, sondern an kräftigeren Seitenästen gesessen haben. Diese Annahme steht weder mit der aus dem Typus der Verzweigung hergeleiteten Vorstellung von den „Walchien“ als baumförmigen Koniferen noch auch mit den mäßigen Dimensionen der meisten vorliegenden lateralen Sproßsysteme im Widerspruch.

Wie CHURCH (1920, p. 5) hervorgehoben hat, ist die Wuchsform der rezenten Araukarien kaum an sich als primitiv, sondern eher als ein in seiner eigenen Richtung spezialisierter Typ unter den Koniferen zu betrachten, der, abgesehen von der Beblätterung, durch die Kombination von regelmäßigem Etagenaufbau mit amphiton verzweigten lateralen Sproßsystemen gekennzeichnet ist. Es ist von Interesse feststellen zu können, daß dieser Typ jedoch keineswegs modern ist, sondern schon unter den ältesten bekannten Koniferen stark vertreten war. Andererseits fehlte diesen überhaupt die ausgeprägte Differenzierung der seitlichen vegetativen Verzweigungssysteme in Lang- und Kurztriebe, die erst später in der Geschichte der Klasse in gewissen Verwandtschaftskreisen aufgetreten ist.

Wenn die große Ähnlichkeit in den Verzweigungsverhältnissen zwischen den paläozoischen „Walchien“ und gewissen rezenten Araukarien betont wird, so darf nicht vergessen werden, daß diese Ähnlichkeit nicht allein in dem etagenmäßigen Aufbau der Hauptachse ausgedrückt ist, sondern auch in der Kombination der für die orthotrope Hauptachse und die plagiotropen Seitenäste bekannt gemachten Verzweigungsverhältnisse. Die Tendenz, Scheinquirle von Seitenästen auszubilden, ist nämlich unter den rezenten Koniferen keineswegs auf die Araukarien beschränkt, sondern kommt mehr oder weniger ausgeprägt auch innerhalb anderer Familien vor. So gibt PILGER (1926, pp. 212—213) für die Podocarpaceen an, daß die mit allseitiger Beblätterung versehenen Arten häufig wirtelig gestellte Äste aufweisen. Was die Pinaceen betrifft, so wird gewöhnlich ein kräftiger Hauptstamm ausgebildet, der sich durch Etagen (Scheinquirle) verzweigt (PILGER loc. cit., p. 271). *Sciadopitys* zeigt in allen Teilen eine quirlige Verzweigung der Sprosse. Wenn aber die Verzweigungsverhältnisse in ihrer Gesamtheit in Betracht gezogen werden, so ist ohne weiteres klar, daß die „Walchien“ eine Sonderstellung einnehmen, die sie nur mit gewissen rezenten und wohl auch fossilen Araukarien teilen.

Offenbar herrschte eine bestimmte Rhythmik im Zuwachs und in der Verzweigung der Hauptachse bei den „Walchien“. Wie bei den heutigen Araukarien fehlte wohl auch nicht ganz die (individuelle) Knospenruhe, obwohl die Knospen undifferenziert waren und eben nur die eine Schuppenhülle entbehrenden Anlagen der neuen Sprosse darstellten. Zwar sollen nach GOTHAN (1924, p. 47) Ruheknospen bei den Bäumen des Karbons und des Rotliegenden generell gefehlt haben, eine Annahme, die ihn zu dem Schluß leitete, daß diese Gewächse gar keine Ruheperiode im Wachstum gekannt hätten. Er denkt aber dabei nur an die ausgeprägte Winterruhe, die für rezente Holzgewächse in der nördlich extratropischen Zone bezeichnend ist und den „Walchien“ wohl gefehlt hat. Die Wachstumsperiodizität der „Walchien“ braucht aber keiner Klimarhythmik entsprochen zu haben.

Da die „Walchien“ in den geologischen Schichten fast ausschließlich durch isolierte beblätterte Sprosse und Sproßsysteme vertreten sind, ist die Annahme berechtigt, daß deren Abwurf ein für sie charakteristisches Merkmal gewesen ist. Dies steht mit der Auffassung BARNARDS (1926, p. 115) in gutem Einklang, nach der „the habit of shedding the foliar branch was a very ancient one in the Conifers“ (vgl. THOMSON 1913, p. 6). Mit Ausnahme der kurzen, unverzweigten Neben- oder Zwischenzweige an der Hauptachse von *Lebachia piniiformis* dürften bei *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia* die Sprosse letzter Ordnung in der Regel nicht isoliert, sondern im Zusammenhang mit ihrer Mutterachse beim Absterben abgeworfen worden sein. Die Trennungsstelle lag wohl stets an der Basis des Sprosses vorletzter (bzw. vorvorletzter) Ordnung.

Im Zusammenhang mit seiner Erörterung über das Araukaroid hebt GOEBEL (1928, p. 6) hervor, daß schon die allseitige Anordnung der Blätter bei den Araukarien auf ursprünglich radiäre Verzweigung hinweist. Bei *Araucaria Cunninghamii* SWEET ist im Gegensatz zu *A. excelsa* nach ihm die Amphitonie der Seitenäste anfangs nicht vorhanden, sondern kommt aus allseitiger Verzweigung durch die Unterdrückung der nicht

flankenständigen Sprosse zustande<sup>3)</sup>). GOEBEL betrachtet es als mindestens wahrscheinlich, daß derselbe Vorgang, nur nicht ontogenetisch, sondern phylogenetisch bei Formen wie *A. excelsa* stattgefunden hat.

Mit Rücksicht auf diese Auffassung GOEBEL's ist es von besonderem Interesse, daß die ausgeprägt amphitonischen Verzweungsverhältnisse der Seitensprosse, die die Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia* und *Carpentieria* charakterisierten, nicht allein herrschend unter den ältesten bekannten Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gymnospermen des Paläozoikums gewesen sind. Im Gegensatz zum *Walchia*-Typ weist der *Buriadia*-Typ in diesem Sinne weniger spezialisierte Verzweungsverhältnisse auf, so daß die Seitenzweige letzter Ordnung nicht streng zweizeilig und weit lockerer und unregelmäßiger angeordnet sind. Nebenbei sei erwähnt, daß die Beblätterung auch hier allseitig ist.

In der Gattung *Buriadia* selbst haben wir kräftige Seitenäste, die spärlich und unregelmäßig (also nicht fiederartig) verzweigt sind (Textabb. 11). Sie tragen wenige, zerstreut stehende, bis 11 cm lange, nicht-parallele, aber mehr oder weniger in einer Ebene ausgebreitete Seitenzweige zweiter Ordnung, die abstehend bis gespreizt (30—90°) und meist abwechselnd sind. Es ist wahrscheinlich, daß die flache Ausbreitung der Sproßsysteme hier zum Teil durch ein Überbiegen der nicht streng zweizeilig inserierten Seitenzweige stattfand. Die Gattung ist aber nur unvollständig bekannt, und man weiß daher nicht, ob Seitenzweige ausnahmsweise sogar median auf der Ober- oder Unterseite ihrer Mutterachse erzeugt wurden. Außerdem fällt bei dieser Gattung die wechselnde Biegung der Seitenzweige und die relativ große Entfernung der Blattspreiten voneinander, besonders an den Seitenästen erster Ordnung auf.

In der Art der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme schließt sich *Lecrosia*, soweit bekannt, der Gattung *Buriadia* nahe an. Die abstehenden (25—60°) und bis über 10 cm langen Seitensprosse zweiter Ordnung geben aber auch ihrerseits manchmal Seitenzweige ab, die jenen Sprossen in Stellung und Aussehen sehr ähnlich sind, aber noch dünnere Achsen besitzen.

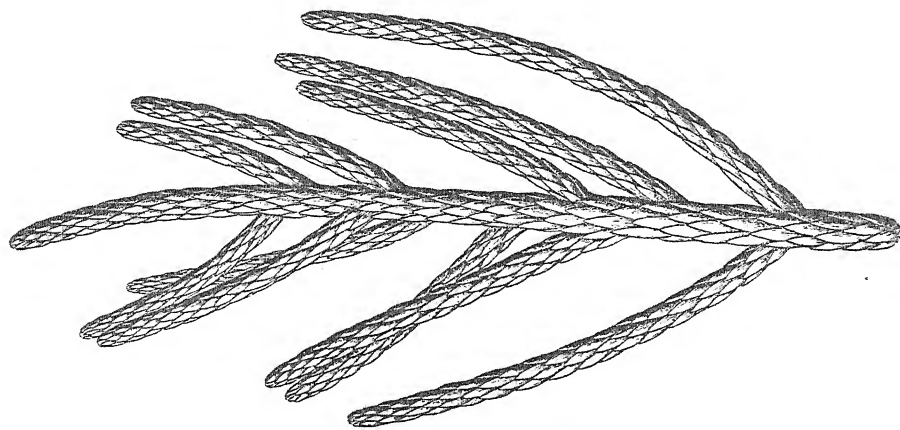
Was endlich *Paranocladus* betrifft, so sind die lateralen Sproßsysteme von *P. ? jallax* gleichfalls unregelmäßig, also nicht fiederartig verzweigt (Textabb. 12). Die Seitenäste sind deutlich radiär gebaut und die aufrecht-abstehenden Seitensprosse zweiter Ordnung erst durch Überbiegen annähernd in einer Ebene ausgebreitet (Taf. CLXV/CLXVI, Abb. 1 und 5). *Paranocladus* erinnert in dieser Hinsicht sehr an die oberpermische Konifere *Walkomiella australis* (O. FEISTM.) FLORIN (FLORIN 1940 a, p. 10)<sup>4)</sup>. Für beide gilt in bezug auf die lateralen vegetativen Sproßsysteme, daß sie, sowohl was Verzweigung als auch Beblätterung betrifft, unter den rezenten Koniferen ihr nächstes Analogon in der adulten Form von *Araucaria Cunninghamii* finden (vgl. FLORIN 1931, Taf. 3, Abb. 3).

In meiner Arbeit über *Walkomiella* (FLORIN 1940 a, p. 18)<sup>4)</sup> habe ich die Verschiedenheit in der Verzweigung der Seitenachsen vorletzter Ordnung zwischen den „Walchien“ einerseits und den Gattungen *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* und *Voltzia* andererseits hervorgehoben. Obwohl die Seitenzweige letzter Ordnung auch bei diesen Koniferen in etwa einer Ebene ausgebreitet sind, scheinen sie nicht ganz so streng zweizeilig wie bei den „Walchien“ angeordnet zu sein<sup>5)</sup>. Vor allem sind die Zweiglein aber im allgemeinen lockerer und

<sup>3)</sup> Tatsächlich kehrt die radiäre Verzweigung der Seitensprosse bei dieser Art in der Baumkrone wieder.

<sup>4)</sup> Vgl. Note auf S. 370 in der vorliegenden Abhandlung.

<sup>5)</sup> Eine Ausnahme bildet scheinbar „*Voltzia walchiaeformis*“ FLICHE (FLICHE u. ZEILLER 1910, p. 198, Taf. XXI), die angeblich aus dem Buntsandstein der Vogesen stammt. Das abgebildete Material ist steril und besteht aus einem Abdruck eines fiederartig verzweigten, lateralen Sproßsystems, das habituell mit denen der Lebachien übereinstimmt. Ob dieser Rest wirklich zu *Voltzia* gehört hat, war von vornherein zweifelhaft. FLICHE selbst scheint darüber unsicher gewesen zu sein. Man fragt sich, ob hier nicht statt dessen eine unterpermische Konifere vorliegt, da auch solche aus den Vogesen bekannt sind (*Walchiopremnon* [*Lebachia*?] *valdajolense*). Für diese Möglichkeit spricht zunächst, daß sowohl die Fundortsangabe als auch die



Textabb. 12. Eine auf Grund der Abb. 1 und 5, Taf. CLXV/CLXVI, ausgeführte Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Paranocladus? fallax*. — 0,9/1.



Textabb. 14. Partien von lateralen Sproßsystemen von *Buriadia heterophylla* (nach Feistmantel 1881, Taf. XXII, Abb. 3[a], Taf. XXIII, Abb. 2[b], Taf. XXV, Abb. 1[c] und 3[d]; Blätter ungenau gezeichnet). — 1/2.





unregelmäßiger gestellt. Der mit dem „Araukaroid“ GOEBEL's übereinstimmende, sehr ausgeprägte *Walchia*-Typ in der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme wurde bei den oberpermischen und untertriassischen Koniferengattungen nicht erreicht.

Indem ich mich der entsprechenden Auffassung GOEBEL's anschließe, betrachte ich den in oberkarbonisch-unterpermischer Zeit durch die Gattungen *Paranocladus*, *Lecrosia* und *Buriadia* vertretenen Typus der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme als relativ primitiv und den *Walchia*-Typ folglich als abgeleitet. Sehr bemerkenswert ist die überaus reiche Entwicklung, die die durch den letztgenannten Verzweigungstyp charakterisierte paläozoische Koniferengruppe um die Wende des Karbons und des Perms auf der nördlichen Hemisphäre erfahren hat. Auf der südlichen Hemisphäre dagegen dürfte sie damals gefehlt haben. Soweit aus der lückenhaften Überlieferung späterer Koniferenfloren geschlossen werden darf, trat der Verzweigungstyp der „Walchien“ (im weiteren Sinne) schon im oberen Perm mit einem Male stark zurück, blieb aber hauptsächlich unter den mesozoischen und känozoischen Araucariaceen erhalten.

Zum Schluß seien einige Worte über die Gattung *Paleotaxites* hinzugefügt. Wie aus der speziellen Darstellung hervorgeht, soll diese durch reichlich verzweigte laterale Sproßsysteme gekennzeichnet sein, die nach allen Richtungen hin ausstrahlende, abstehende bis gespreizte und dicht gestellte Seitenzweige zweiter (letzter) Ordnung aufweisen. Wie schon auf S. 306 bemerkt wurde, ist der Erhaltungszustand des betreffenden Materials nicht hinreichend gut, um jeden Zweifel über die Richtigkeit dieser Deutung der Verzweigungsverhältnisse der Seitensprosse zu beseitigen. Würde es sich herausstellen, daß die Verzweigung, statt radiär, tatsächlich zweizeilig wäre, so hätten wir in *Paleotaxites praecursor* keinen Vertreter einer besonderen Gattung, sondern eine der *Lebachia* ähnliche *Walchia*-Art vor uns. Die von D. WHITE gegebene Deutung der Morphologie der lateralen Sproßsysteme von *Paleotaxites* ist nämlich, wie schon hervorgehoben, um so bemerkenswerter, als nicht nur die Seitenzweige letzter Ordnung in ihrer Beblätterung, sondern auch die *Gomphostrobus*-Blätter an der Achse vorletzter Ordnung stark an die entsprechenden Merkmale der Sproßsysteme mehrerer „Walchien“ erinnern. Die Frage kann jedenfalls erst nach Auffinden besser erhaltenen Materials sicher entschieden werden.

### Die Laubblätter.

Von den nicht erhaltenen Kotyledonen und Jugendblättern abgesehen, sind bei den Arten der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* (*L. Gouldii*) ihrem Auftreten nach folgende mehr oder weniger spezialisierte Laubblattkategorien zu unterscheiden, nämlich

Altersbestimmung des Materials offenbar unsicher ist (vgl. FLICHE u. ZEILLER loc. cit., p. 200, Note). Der Sammler hatte „Fontenoy-le-Vieux“ als Fundort angegeben; FLICHE nahm aber an, daß Fontenoy-le-Chateau bei Epinal gemeint wäre, und hat danach das Alter als Buntsandstein bestimmt! (Wo Fontenoy-le-Vieux gelegen ist, habe ich leider nicht feststellen können.) Die von FLICHE angegebenen Unterschiede zwischen seiner „Art“ und den unterpermischen Walchien vom *Lebachia*-Typ sind außerdem nicht zutreffend. Wenn die von FLICHE veröffentlichte photographische Abbildung unter geeigneter schwacher Vergrößerung gemustert wird, so kann man hier und da sogar feststellen, daß die Laubblätter der Achse vorletzter Ordnung an der Spitze gegabelt sind (*Gomphostrobus*). Derartige Blätter sind den Voltzien aus dem Buntsandstein ganz fremd. Dieser Befund entscheidet die Frage von der systematischen Stellung von „*Voltzia walchiaeformis*“. Es handelt sich demnach um eine unterpermische Konifere vom *Lebachia*-Typ, und zwar wahrscheinlich um *Lebachia intermedia*, die zuvor aus dem Rotliegenden von Braunau (Sudetengau) im Deutschen Reich und von Lodève (Dép. Hérault) in Frankreich nachgewiesen ist (vgl. S. 128 in der vorliegenden Arbeit).

- a) die Laubblätter (einschließlich der Trag- oder Stützblätter) an der Hauptachse und den Seitenachsen erster (vorletzter bzw. vorvorletzter) Ordnung, und
- b) die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter (und bei entsprechend stärkerer Verzweigung auch vorletzter) Ordnung.

Außerdem sollen kurz besprochen werden

- c) die anomalen Blätter der bei zwei *Lebachia*-Arten nachgewiesenen Gallensprosse und
- d) die Laubblätter an weibliche Zapfen tragenden Seitenachsen zweiter Ordnung bei gewissen Arten.

Der Kürze halber bezeichne ich unten als Gruppe A *Lebachia*, die zu *Lebachia* wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten, *Paleotaxites* und *Lecrosia*, und als Gruppe B *Ernestiodendron* nebst den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten.

Die Laubblätter der Hauptachse und der Seitenachsen erster Ordnung bei den betreffenden Koniferen sind durchschnittlich länger, breiter und flacher als diejenigen ihrer Seitenzweige letzter Ordnung. Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

Blätter derb, bifazial, spiralig gestellt, allseitswendig, adaxial fast gerade bis schwach oder auch stärker konkav gekrümmt, entweder an der Achse breit (Gruppe A) oder nicht (Gruppe B) herablaufend, entweder einander übergreifend oder nichtübergreifend, in der Fazialansicht dreieckig bis fast linealisch, an der Spitze entweder ungeteilt und spitz oder auch je einmal mehr oder weniger tief gegabelt, höchstwahrscheinlich einauerig (bei den Gabelblättern im basalen und mittleren Teil), mit Ausnahme der Trag- oder Stützblätter der Seitensprosse — die stets abstehend bis gespreizt sind — entweder angedrückt bis aufrecht-abstehend (ausnahmsweise abstehend bis gespreizt) (Gruppe A) oder auch durchgehends gespreizt bis sogar mehr oder weniger hängend (Gruppe B), und mit meist nicht oder nur schwach (ausnahmsweise stärker) einwärts gekrümmter Spitze versehen.

Was Gruppe A betrifft, so lassen die Blätter dieser Kategorie im ausgewachsenen Zustande nur undeutlich eine Gliederung in Blattgrund und Blattspreite (Unterblatt und Oberblatt) erkennen, da jede Art von Einschnürung fehlt und der Übergang sich also allmählich vollzieht. Die basale Verbreiterung des Blattes ist zum größten Teil als Blattpolster ausgebildet und dort mit der Sproßoberfläche vereinigt. Häufig sind diese Blattpolster mehr oder weniger stark gestreckt sowie oben und unten zugespitzt. Bei *Lecrosia Gouldii* (Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 20) aber sind sie etwa ebenso breit wie hoch und haben rhombische Form. Die Blattpolster erzeugen in diesem Falle eine besonders charakteristische Felderung der Achsenoberfläche.

Der Blattgrund folgte wie im allgemeinen bei den Koniferen während längerer Zeit sowohl der Längenzunahme als auch dem sekundären Dickenwachstum der Achse, so daß deren gesamte Oberfläche von den Blattbasen „berindet“ wurde und keine Ausbildung von ausgeprägten Internodien, d. h. nackten Achsenpartien zwischen den Blattinsertionen stattgefunden hat. Auch das Auseinanderrücken der Blätter an den Seitenästen gewisser *Lebachien* wurde von einer entsprechenden Längenausdehnung der Blattpolster begleitet (vgl. z. B. *Lebachia laxifolia*, *L. mucronata* u. a.). In der Persistenz der Blätter und insbesondere der Blattbasen ähneln die *Lebachien* den heutigen Araukarien. Nach den bei *Walchiopremnon* (vgl. S. 278) gemachten Befunden zu urteilen, sind die Blattpolster der betreffenden fossilen Koniferen jedoch weniger stark als bei diesen durch Dilatation tangential gestreckt, obwohl sie die Oberfläche eines etwa 10 cm dicken Stammes noch völlig bedeckten. Wie schon bemerkt, muß man daher annehmen, daß bei ihnen die primären Durchmesser des Stammes und der Seitenachsen verschiedener Verzweigungsgrade von Anfang an ungleich groß waren. Bei den rezenten Koniferen kommt es bekanntlich vielfach vor, daß die Hauptachse zahlreichere Blattreihen trägt als ihre Seitensprosse, was mit der Stärke des Vegetationspunktes zusammenhängt.

Die Blätter der Gruppe A sind in den Diagnosen als „herablaufend“ bezeichnet, womit das Fehlen einer scharf abgesetzten Spreite ausgedrückt wurde. Anders verhalten sich die „nichtherablaufenden“ Blätter an Hauptachse und Seitenästen von *Ernestiodendron jiliciforme* nebst den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten (Gruppe B). Es ist nicht leicht, in jedem Falle festzustellen, daß auch hier die Achse bedeckende Blattpartien tatsächlich vorhanden gewesen sind und daß ihr folglich auch ausgeprägte Internodienausbildung mit nackten Achsenpartien zwischen den Blatinserktionen gefehlt hat. Obwohl die Achsen im allgemeinen in der Weise erhalten sind, daß die Beschaffenheit ihrer Oberfläche nicht deutlich hervortritt, bin ich mit Rücksicht auf die von STERZEL (1918, Taf. 13, Abb. 126) veröffentlichte Photographie (vgl. Textabb. 3 in der vorliegenden Arbeit) und auf Grund anderer von mir selbst untersuchten Exemplare zu der Auffassung gekommen, daß wir es auch hier tatsächlich mit einer Art von die Achse völlig bedeckenden, obwohl dünnen und schwach entwickelten Blattpolstern zu tun haben, von denen die Blattspreite sich leichter ablöste als bei *Lebachia*. Die Blätter haben nämlich ziemlich scharf umrissene Narben an der Achse hinterlassen, wie sie den Lebachien ganz fremd sind.

Da die Spreite der betreffenden Blätter nicht nur innerhalb der Gruppe B sondern auch innerhalb der Gruppe A weit stärker als das Blattpolster ausgebildet wurde und gegenüber ihm den Hauptanteil der Assimilation besorgte, so handelt es sich in beiden Fällen um Nadelblätter (die sich jedoch bisweilen an der Spitze verzweigten; vgl. unten).

Es soll ferner hervorgehoben werden, daß die hier besprochenen Laubblätter der Gruppe B sich von den entsprechenden Blättern der Gruppe A darin unterscheiden, daß sie an der der Achse aufsitzenden Basis der Spreite stärker gekielt sind, und zwar fast ebenso stark auf der Oberseite als auf der Unterseite. In jener Gruppe erscheinen also die beiden Spreitenflächen kurz auf- bzw. absteigend und die Ränder gar nicht oder sehr kurz herablaufend, während im entgegengesetzten Falle beide Blattseiten absteigen, die Blattunterseite dabei besonders stark in die Länge gezogen ist und die Blattränder stets mehr oder weniger weit an der Achsenoberfläche herablaufen.

Die Abgliederung der Spreitenbasis vom Blattpolster innerhalb der Gruppe B, die der Gruppe A fehlt, spiegelt sich in der Erhaltungsweise der Sprosse wieder. Während die Laubblätter bei zu Gruppe A gehörenden Sproßabdrücken nicht nur in Marginal- sondern manchmal auch in Fazialansicht erhalten sind, trifft dies in Bezug auf Gruppe B nur ausnahmsweise unter besonderen Einbettungsverhältnissen zu, indem die dem Beobachter zugewendeten Blätter unter Hinterlassen entsprechender Narben fast stets abgelöst worden sind.

Die dreieckige bis fast linealische Spreite der Laubblätter an Hauptachsen und Seitenästen hat sich an der Spitze nicht selten einmal isotom gegabelt (*Gomphostrobus*), was offenbar in der Weise geschehen ist, daß ihre Spitze nach einer gewissen Zeit das Wachstum eingestellt hat und somit zwei Segmente akrogener Herkunft entstanden sind. Bemerkenswert ist, daß die Spreite dieser Blätter an der Gabelstelle verhältnismäßig dick gewesen ist und daß die Gabelzipfel allem Anschein nach je eine abgeflachte Innenseite einander zugewendet und gerundete oder gekielte Außenseiten besessen haben (vgl. z. B. Abb. 41, Taf. CLI/CLII). Demnach dürfte hier nicht flabellate Dichotomie — wie ausnahmsweise bei den Seitenzweigen —, sondern cruciate Gabelung vorliegen, die auf eine ursprünglich radiäre Ausbildung der *Gomphostrobus*-Blätter hindeutet (TROLL 1934, p. 99, 1937, p. 474). Solche Gabelblätter kommen bei Arten der Gruppe A ziemlich häufig vor, was aus der auf Seite 248 gegebenen Liste ersichtlich ist. Sie fehlen aber auch nicht ganz innerhalb der Gruppe B. Es ist nicht leicht, sich eine genaue Vorstellung über ihre Verteilung und Frequenz bei den einzelnen Arten zu machen, da der Erhaltungszustand nicht selten dafür ungünstig ist und die *Gomphostrobus*-Blätter außerdem in Marginalansicht mit den einspitzigen Blättern nahe übereinstimmen. Da die seitlich stehenden Blätter beim Aufspalten des Gesteins leichter und häufiger erhalten bleiben als die auf der



Ober- bzw. Unterseite der Sproßachse befindlichen, so darf wohl angenommen werden, daß die Gabelblätter tatsächlich zahlreicher gewesen sind als sich durch direkte Beobachtung feststellen läßt. Andererseits zeugen die bisher gemachten Befunde dafür, daß verschiedene Arten sich in dieser Beziehung verschieden verhalten haben. Einige zeigen häufig Gabelblätter auch an den Seitenästen, während andere dort lauter einspitzige Laubblätter besitzen. Es ist auch möglich, daß bei gewissen Arten die basale Region des einzelnen Baumes durch den Besitz von Gabelblättern an den Seitenästen von dessen Wipfelregion abwich und daß also ein allmählicher Übergang von *Gomphostrobus*-Beblätterung zur Beblätterung der Seitenäste durch einfachspitzige Blätter stattgefunden hat. Eine gewissermaßen analoge Erscheinung ist von der rezenten *Araucaria excelsa* bekannt (GOEBEL 1932, p. 1546). Bei ihr sind an kräftigen Trieben mehraderige Laubblätter (Gabeladerung) vorhanden, bei schwächeren dagegen häufig nur einaderige. Interessant ist, daß breitere und mit einer größeren Anzahl von Leitbündeln versehene Blätter auch in der Nähe der weiblichen Zapfen sich vorfinden, ein Verhältnis, das an das Wiederauftreten von Gabelblättern in der entsprechenden Region an sonst mit einfachspitzigen Laubblättern bekleideten Seitenzweigen zweiter Ordnung von *Lebachia piniiformis* erinnert (vgl. S. 44 und unten). Es soll in diesem Zusammenhang auch auf die ontogenetische Blattfolge gewisser *Abies*-Arten aufmerksam gemacht werden, die mit gekerbten Jugendblättern beginnt und mit einspitzigen Folgeblättern endigt (vgl. TAUBERT 1926). Ein und derselbe Sproß kann sogar beide Typen aufweisen, wobei die gekerbten Nadeln als Anfangsblätter und die nicht-gekerbten als Endblätter auftreten.

Da ein für das Studium der Blattaderung und der Blattspuren<sup>\*)</sup> geeignetes Material fehlt, ist weder Gruppe A noch Gruppe B in dieser Beziehung bisher hinreichend bekannt. Aus den Oberflächenbildern bin ich aber in bezug auf beide Gruppen zu der Auffassung gekommen, daß sowohl die gegabelten als auch die einfachspitzigen Laubblätter der Hauptachsen und Seitenäste im basalen und mittleren Teil einaderig gewesen sind und daß die Blattspuren also unifaszikulär waren. Bei den Gabelblättern hat sich diese Ader dann je einmal dichotom, und zwar isotom geteilt und einen Zweig an jeden Zipfel der Blattspreite abgegeben. Besonders bei den zu Gruppe A gehörenden Koniferen haben — nach der Art der Anheftung der Blätter zu urteilen — die Blattspuren wahrscheinlich einen sehr schrägen Verlauf durch die Sproßrinde gezeigt.

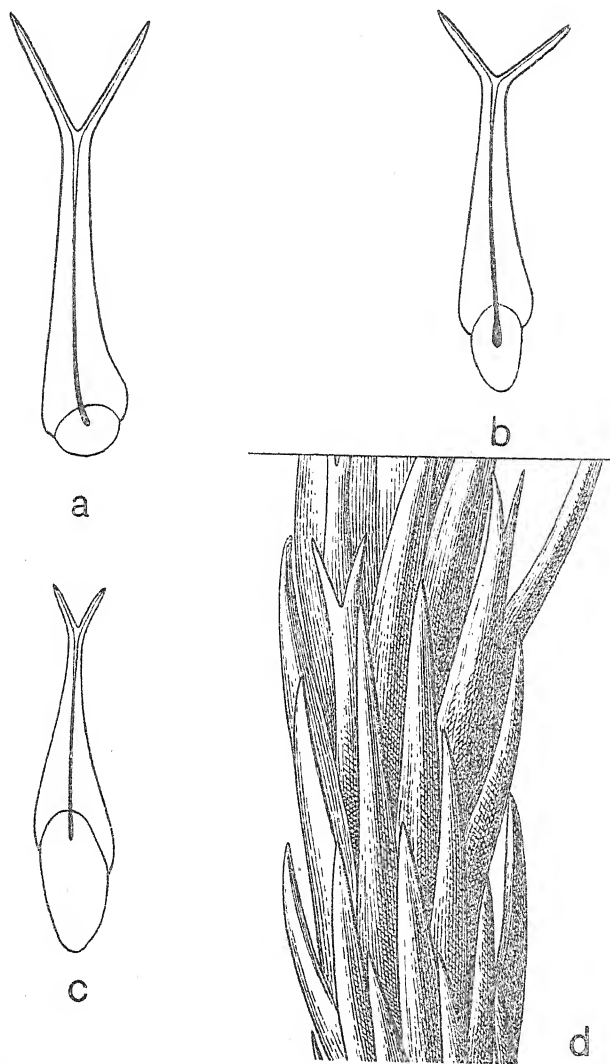
Bei den Laubblättern vom *Gomphostrobus*-Typ haben wir also eine bei sämtlichen rezenten Koniferen fehlende, isotom gabelige Verzweigung der Blattspreite in Verbindung mit isotom gabeliger Aderung. Ein- oder zweimal isotom gegabelte, ungestielte Blattspreiten mit einfacher Blattspur trifft man bei gewissen fossilen Ginkgophyten (*Arctobaiera* und *Sphenobaiera*; vgl. FLORIN 1936 a, I, pp. 124, 150; FLORIN 1940 b, p. 150; TROLL 1938—1939, p. 1493). Diese sind aber im Gegensatz zu den besprochenen Koniferen durch wiederholt isotome Gabelung der in der Blattbasis austretenden Ader gekennzeichnet.

Nach der hier vertretenen Auffassung dürften die „Walchien“ sich in der Verzweigung der Blattspuren und der Blattadern von gewissen heutigen Araukarien, denen sie habituell sehr ähnelten, scharf unterscheiden haben. Bei diesen (THOMSON 1913, p. 15; TROLL 1938—1939, p. 1066; ELLIOTT 1937, p. 120) ist die Blattspur zwar bei dem Austritt aus der Stele auch einsträngig, gabelt sich aber dann wiederholt in der Sproßrinde, so daß drei oder mehr Stränge entstehen. Ausnahmsweise — bei schwächeren Blättern der Seitensprosse höherer Ordnung von *Araucaria excelsa* — hören zwar die seitlichen von diesen schon in der Rinde auf und nur die mediane dringt in das Blatt ein, aber meist treten alle in der Rinde entstandenen Gabelzweige in die Blattspreite aus. Andererseits bleiben diese Adern bei *Araucaria* in der ganzrandigen Spreite unverzweigt,

<sup>\*)</sup> Als „Blattspuren“ verstehe ich mit BARTHELMMESS (1935, p. 248) zusammenfassend „alle jene Bündel, die als direkte gleichförmige Fortsetzung der aus den Blättern in den Sproß eintretenden Leitbündel im Stelenzylinder verlaufen“.

während die einzige in das Blatt vom *Gomphostrobos*-Typ austretende Ader sich distalwärts einmal gegabelt hat.

So weit sich aus dem Bau des Stammes von *Walchiopremnon* beurteilen läßt, unterscheiden die „Walchien“ sich außerdem durch die Nicht-Persistenz der Blattspuren von den heutigen Araukarien. Nach MARK-



Textabb. 13. a—b. Isolierte Laubblätter vom Typus des *Gomphostrobos bifidus* (vgl. Taf. CLI/CLII, Abb. 19 bzw. Abb. 3). — 1,5/1.  
 c. Gegabeltes Laubblatt an einer Sproßachse vorletzter Ordnung von *Lebachia laxifolia* (vgl. Taf. LV/LVI, Abb. 16). — 5,3/1.  
 d. Partie aus der sterilen Region dicht unterhalb eines weiblichen Zapfens von *Lebachia piniformis*, der terminal an einer lateralen Sproßachse zweiter Ordnung steht. Die an sterilen Sprossen normal einspitzigen Blätter gehen in solche vom *Gomphostrobos*-Typ über. (Vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 2.) — 6/1.

FELDT (1885, p. 87; vgl. TISON 1904, p. 79, und ELLIOTT 1937, p. 123) tritt im letzteren Falle selbst an älteren Stämmen, bei denen die Blätter schon längst abgefallen sind, immer noch der untere Teil des Blattspurstranges in das Holz ein, was damit zusammenhängt, daß das Kambium hier nicht seine Tätigkeit eingestellt, sondern fortdauernd Tracheiden entwickelt hat. THISELTON-DYER (1901, p. 423) fand, daß die Blattspuren von *Araucaria* bis zur Oberfläche des Holzzylinders von einem wenigstens 60 Jahresringe enthaltenden Stamm noch sichtbar waren, obgleich jede Spur der Blätter von seiner Oberfläche verschwunden war. Bei *Walchio-premnon* können dagegen — ebenso wie bei der Mehrheit der heutigen Koniferen — keine persistierenden Blattspuren an Tangentialschnitten durch das Stammholz beobachtet werden.

Bekanntlich besitzen zahlreiche rezente Koniferen von den Laubblättern deutlich verschiedene Niederblätter, die als Knospenschuppen die jungen Blattanlagen in der Knospe schützen. Es gibt aber Ausnahmefälle, in denen am Ende der Triebe keine derartigen Knospenschuppen, sondern nur in der Entwicklung mehr oder weniger gehemmte Laubblätter (vgl. GOEBEL 1932, p. 1551) entstehen. Beispiele für das letztgenannte Verhalten finden wir unter den Araukarien, aber auch in anderen Koniferenfamilien, die in dieser Beziehung sich keineswegs alle einheitlich verhalten. Die „Walchien“ (im weiteren Sinne) haben der Knospenschuppen ganz und gar entbehrt. Als Deckelemente der Knospen dienten normale oder nur wenig gehemmte Laubblätter. In mehreren Fällen sind diese sicher vom *Gomphostrobus*-Typ gewesen, so bei der Hauptachse von *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 14; vgl. Textabb. 1), wo am Ende der Triebperiode die Streckung der Sproßachse aufhörte und ihre Berindung durch absteigende Blattpolster gleichzeitig zurücktrat. Ein derartig periodisches Auftreten von gehemmten Laubblattpolstern und gestauchtem, eine gedrängtere Stellung der Blätter bewirkendem Streckungswachstum der Achse läßt sich besonders deutlich an den Markausgüssen von *Tylodendron speciosum* (Textabb. 2) wahrnehmen. Jede solche Zone befindet sich dicht oberhalb der benachbarten Etage von Seitenästen, die dem nächstunteren Achsenglied gehört, aber gleichzeitig mit der Terminalknospe entwickelt wurde. Die Deckelemente dieser Terminalknospe waren sowohl mit Rücksicht auf die Größe als auch wahrscheinlich auf den inneren Bau nur schwach gehemmt. Irgendwelche Unterschiede in der Gestalt sind nicht gefunden. Bei *Tylodendron saxonicum* dagegen sind die Laubblätter längs der Hauptachse gleichmäßig ausgebildet. Ob bei irgendeiner Art die Seitenachsen erster Ordnung an ihrer Basis deutlich gehemmte Laubblätter als Deckelemente der entsprechenden Achselknospen getragen haben, läßt sich kaum feststellen. Bei *Lebachia parvifolia* (Taf. XXXIX/XL, Abb. 4, vgl. Textabb. 4 a) scheinen die Anfangsblätter der Seitenäste (= die Deckelemente der Knospe) sich nur darin von den auf ihnen folgenden Mittelblättern unterscheiden zu haben, daß bei ihnen fast gar keine Abspreizbewegung vom Sproß stattgefunden hat. Dagegen kann auf Grund des vorhandenen, sehr umfassenden Materials behauptet werden, daß diese Seitenäste sowohl als auch die Seitenzweige letzter (zweiter) Ordnung oberhalb ihrer Basis — von anomalen Fällen (Taf. VII/VIII, Abb. 2; Taf. LXIX/LXX, Abb. 7) abgesehen — stets durch gleichmäßige Beblätterung, d. h. eine erst nach der Sproßspitze zu eintretende, ganz allmähliche Abnahme der Länge und Breite der Blätter gekennzeichnet waren. Das Fehlen jeder Tendenz einer Periodizität in der Blattentwicklung an den lateralen Sproßsystemen dürfte damit zusammenhängen, daß das Sproßsystem zu seiner völligen Entfaltung nur eine einzige Triebperiode brauchte. Wie aus Textabb. 2 zu ersehen ist, gab es keine scharfe Grenze zwischen den ehemaligen Deckelementen der Terminalknospe und den aus ihr hervorgegangenen Laubblättern. Die „Walchien“ (im weiteren Sinne) waren offenbar durchgehends durch akrovergente Knospenstellung der Blätter ausgezeichnet.

Sowohl was Gruppe A als auch Gruppe B betrifft, sind die Laubblätter der Hauptachse und der Seitenäste stets allseitswendig, spiralig (zerstreut) und mehr oder weniger dicht gedrängt übereinandergestellt. Zu einer näheren Untersuchung der Blattstellungsverhältnisse der Achsen verschiedener Ordnung ist das Mate-

rial nicht geeignet. Es läßt sich weder eine Tendenz zur Scheitelung der Blätter an den plagiotropen Seitenästen noch auch eine Größendifferenz zwischen dorsalen und ventralen Blättern wahrnehmen.

Im allgemeinen sind die Laubblätter an der Hauptachse und den Seitenästen innerhalb der Gruppe A dauernd mehr oder weniger stark aufgerichtet. Ihre in der Knospe bereits eingenommene Richtung hat sich also während der Entfaltung wenig geändert. In mehreren Fällen dürfte hauptsächlich nur die Blattspitze eine kleine Entfaltungsbewegung durchgemacht haben, da sie im ausgewachsenen Zustande des Blattes meist nicht oder nur schwach einwärts gekrümmt ist. Ausnahmen bilden die abstehenden bis gespreizten Laubblätter der Seitenäste von *Lebachia speciosa*, *L. frondosa* u. a. und die meist gespreizten Tragblätter der Seitenzweige bei sämtlichen Arten. Diese Fälle leiten zu dem Verhältnis innerhalb Gruppe B über, bei der die Laubblätter der Hauptachse und an den Seitenästen durchweg gespreizt und manchmal sogar mehr oder weniger hängend sind. Auch im Grad der Krümmung der Spreite, die durch das stärkere Wachstum der Blattunterseite bewirkt wird, weichen gewisse Arten der Gruppe A (z. B. *Lebachia frondosa*) von den übrigen ab. Es ist demnach klar, daß die Blätter in verschiedenen Fällen eine recht verschiedene Lage im Verhältnis zum einfallenden Licht eingenommen haben müssen, was sich u. a. in der Verteilung der Spaltöffnungen auf Unter- und Oberseite widerspiegelt. Bei *Lebachia piniformis*, *L. laxifolia* und *L. frondosa*, wo die Blätter der Seitenäste in bezug auf die Epidermisstruktur untersucht werden konnten, reichen die oberseitigen Spaltöffnungsstreifen von der Basis bis in die Spitze der Spreite hinein, während die unterseitigen Gruppen oder Streifen von Spaltöffnungen auf die basale Region des Blattes beschränkt sind. Andererseits dürften die entsprechenden Blätter der als Gruppe B zusammengefaßten Arten durch eine weit gleichmäßigere Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite gekennzeichnet gewesen sein. Diese Verhältnisse sollen im Kapitel über den Bau der Epidermis ausführlicher erörtert werden und sind hier nur wegen ihres Interesses für die Frage von der lateralen Symmetrie der betreffenden Blätter kurz gestreift. Sie deuten nämlich darauf hin, daß die angedrückten bis aufrecht-abstehenden, bifazialen Blätter an Hauptachse und Seitenästen gewisser Arten invers-dorsiventralen Bau besessen haben, und daß also das Assimilationsgewebe bei ihnen vorzugsweise auf der exponierten Unterseite einschließlich des Blattpolsters ausgebildet gewesen ist. Normal dorsiventraler Bau mit ausschließlich oberseitigem Assimilationsgewebe dürfte hier nur ausnahmsweise vorhanden gewesen sein, da sogar die gespreizten Blätter von *Ernestiodendron* sich wahrscheinlich dem äquifazialen Bau mehr oder weniger stark genähert haben. Wie KUGLER (1928, p. 105) festgestellt hat, ist die Symmetrie im Blattaufbau nicht für alle Blätter eines Individuums, ja nicht einmal für die eines Triebes immer ganz gleich. Obwohl keine äußeren Verschiedenheiten in der Gestaltung der Blätter auf der Ober- und Unterseite der Seitenäste bemerkbar sind, ist es nicht undenkbar, daß in deren anatomischem Bau je nach der Lichtlage Schwankungen zwischen inverser Dorsiventralität und äquifazialen Bau in bezug auf die Ausbildung des Mesophyllgewebes innerhalb des Individuums, ja vielleicht sogar bei den einzelnen Blättern vorgekommen sind. Wie ich in anderem Zusammenhang nachgewiesen habe (FLORIN 1931, pp. 180—195), wird demgegenüber die Verteilung der Spaltöffnungsapparate auch bei nicht drehbaren Koniferenblättern wenig oder gar nicht von den Lichtverhältnissen beeinflusst.

Die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter (und bei entsprechend stärkerer Verzweigung auch vorletzter) Ordnung bei den Arten der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* lassen sich zusammenfassend folgendermaßen charakterisieren:

Blätter nadel- bis schuppenförmig,  $\pm$  derb, homomorph, bifazial,  $\pm$  dicht spiralg gestellt, übereinandergreifend, allseitwendig, adaxial entweder der ganzen Länge nach oder vorzugsweise im apikalen Teil  $\pm$  konkav gekrümmt oder auch im ganzen betrachtet (in Marginalansicht) S-förmig gestaltet, mit parallel zu ihrer Achse gerichteter oder  $\pm$  stark einwärts gekrümmter Spitze versehen, ferner aufrecht-abstehend bis fast gespreizt



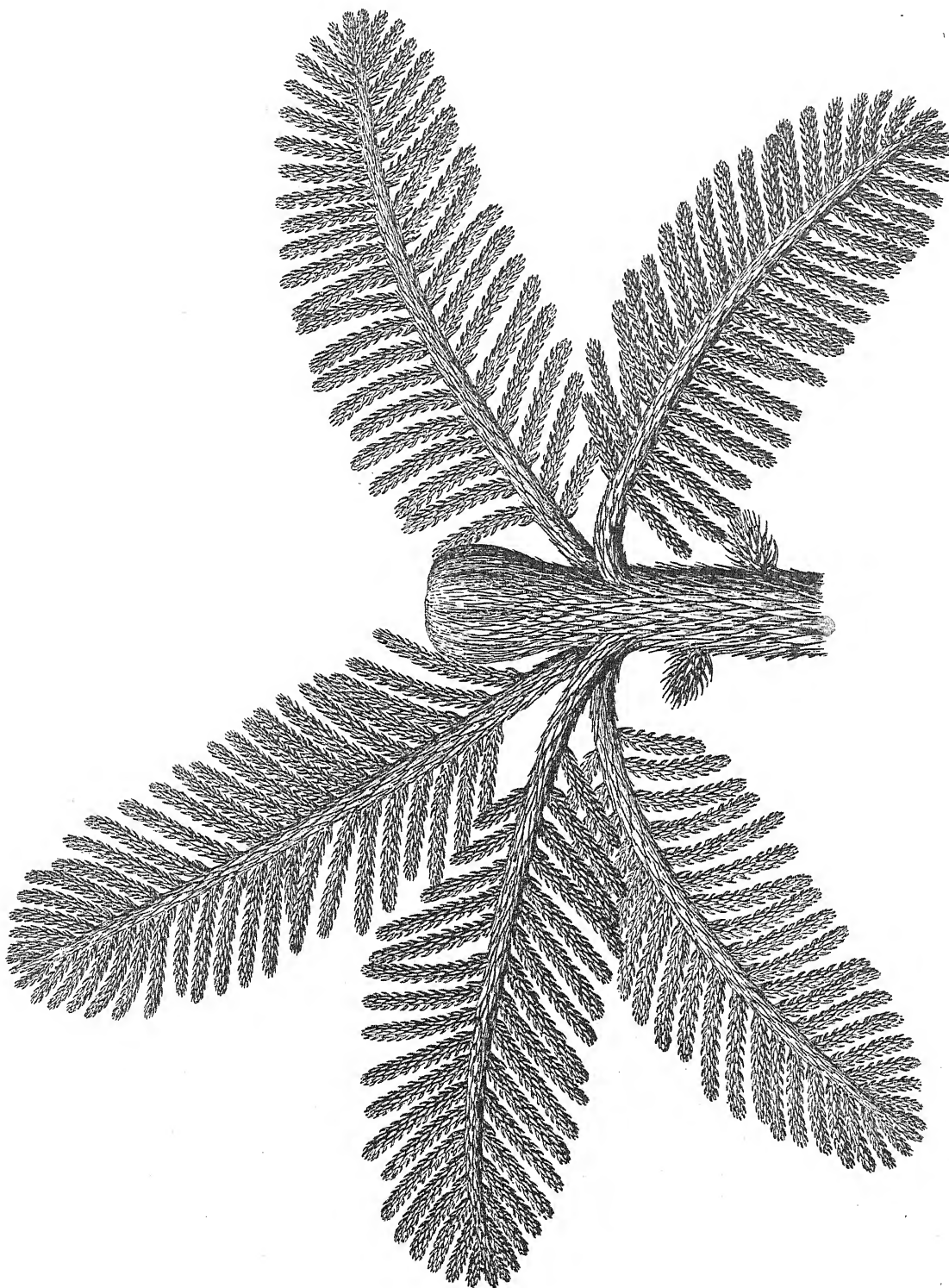
(Gruppe A) oder gespreizt bis  $\pm$  hängend (Gruppe B), an der Achse breit herablaufend (Gruppe A) oder nicht herablaufend (Gruppe B), in Fazialansicht dreieckig bis fast linealisch, stets einfach-spitzig, im Querschnitt stumpf vierseitig, obwohl meist auf der Unterseite kräftiger als auf der Oberseite gekielt, höchstwahrscheinlich einaderig.

Diese Blätter unterscheiden sich von denen der Hauptachse und der Seitenäste vorzugsweise durch ihre stets ungeteilte und durchschnittlich stärker gekielte Spreite sowohl als auch durch das Fehlen der Adergabelung und ihre meist geringeren Dimensionen einschließlich der seitlichen Ausdehnung der Blattbasen. Sonst stimmen sie mit den letztgenannten nahezu überein. Was oben über die Gliederung in Blattgrund und Blattspreite, die Beschaffenheit des Blattgrundes bei den beiden Artengruppen A und B, die fehlende Ausbildung ausgeprägter Internodien zwischen den Blattinsertionen, die Blattspuren, die Deckelemente der Knospen, die Blattstellung und Blattrichtung und die laterale Symmetrie im Blattaufbau angeführt wurde, gilt im wesentlichen auch hier. Die Seitenzweige letzter Ordnung zeigen rings herum und in ihrem ganzen Verlauf einen sehr gleichförmigen Blattaufbau. Schon die Anfangsblätter jedes Sprosses erreichen die für diesen normale Blattlänge, die dann die Gesamtheit der Mittelblätter auszeichnet. Erst die Endblätter werden allmählich kleiner (Hemmungsbildung). Dagegen kann man zuweilen beobachten, daß die proximalen Seitenzweige eines Astes durchschnittlich längere Blätter als die mittleren tragen (basitone Förderung), und daß diese Seitenzweige sich ihrerseits ähnlich gegenüber den distalen verhalten. Die Blattlänge hat also in derartigen Fällen an den sich sukzessiv entfaltenden Seitenzweigen allmählich abgenommen (vgl. Taf. LV/LVI, Abb. 16; Taf. LXI/LXII, Abb. 1 und 16; Taf. LXV/LXVI, Abb. 3; Taf. LXVII/LXVIII, Abb. 8; Taf. CXI/CXII, Abb. 10; Taf. CXXIX/CXXX, Abb. 6). Ebenso häufig sind aber laterale Sproßsysteme, bei denen derartige Unterschiede kaum bemerkbar sind und die Seitenzweige letzter (zweiter) Ordnung sämtlich gleichförmig ausgebildet erscheinen. Größere Ungleichmäßigkeiten in der Blattfolge eines Seitenzweiges, wie z. B. in Abb. 7, Taf. LXIX/LXX (bei *Lebachia speciosa*) — an zwei Sprossen werden die Blätter plötzlich kleiner — sind als durch irgend eine Art von Schädigung hervorgerufene Anomalie aufzufassen. Es ist aber anzunehmen, daß gleitende Unterschiede in der Blattgröße zwischen verschiedenen Regionen des einzelnen Baumes eine normale Erscheinung gewesen sind. Nur so kann der Umstand erklärt werden, daß die erhalten gebliebenen lateralen Sproßsysteme innerhalb jeder einzelnen Art eine gewisse Variabilität in der durchschnittlichen Blattgröße je Sproßsystem zeigen, obwohl sie sonst genau miteinander übereinstimmen.

Sehr gleichförmig ist ferner die Richtung der Blätter, und zwar nicht nur an dem einzelnen Seitenzweig letzter Ordnung eines bestimmten lateralen Sproßsystems, sondern außerdem bei seinen sämtlichen Seitenzweigen im Vergleich miteinander. Nur die Endblätter sind manchmal stärker aufgerichtet als die Anfangs- und Mittelblätter.

Charakteristisch für die Artengruppen A und B ist die verschiedene Beschaffenheit der Blattbasen, in welcher Beziehung die Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung sich ähnlich denen der Seitenäste verhalten.

Wie in bezug auf Hauptachse und Seitenäste unterscheiden sie sich ferner im Grad der Abspreizbewegung und Krümmung der Blätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Die Arten der Gruppe B weisen gespreizte bis mehr oder weniger hängende Laubblätter auf, während die der Gruppe A meist durch kleinere bis sehr kleine Blattachselwinkel gekennzeichnet sind. Einige Arten der Gruppe A haben aufrecht-abstehende Blätter, die ihre wohl stets mit Spaltöffnungen reichlich versehene Oberseite mehr oder weniger eng an den Sproß drücken [*Lebachia hypnoides*, *Walchia* (*Lebachia*?) *minuta*, W. (*Lebachia*?) *Carpentieri* und W. (*Lebachia*?) *stricta*], während die morphologische Unterseite nach außen gekehrt und fast allein dem Licht exponiert gewesen ist. Hier dürfte demnach das Palisadengewebe hauptsächlich ausgebildet gewesen sein. Bei anderen Arten derselben Gruppe liegen die Nadeln dem Sproß nicht an, sind aber so gekrümmt, daß ihre Spitze mit



Textabb. 1. Wiederherstellung eines Hauptachsengipfels von *Lebachia piniformis* (nach Taf. IX/X, Abb. 14). — 3/5.



In den soeben angeführten Fällen zeigen die äußeren Gestaltungsverhältnisse und — soweit er erhalten ist — der anatomische Bau der Sprosse, daß wir es mit monopodial verzweigten, wohl durch monokormischen Wuchs gekennzeichneten Holzgewächsen zu tun haben. In der Anordnung der lateralen Sproßsysteme an der radiären, orthotropen Hauptachse herrscht eine auffallende Gesetzmäßigkeit, die allem Anschein nach auf akrotonie Förderung der Astbildung zurückzuführen ist (vgl. TROLL 1937). Die Astbildung an der Hauptachse ist in regelmäßigen Etagen erfolgt. In Analogie mit den Gestaltungsverhältnissen gewisser rezenter Araukarien dürfte der in Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 dargestellte Gipfel einer Hauptachse in der Weise zu deuten sein, daß außer der Terminalknospe gegen Ende der Triebperiode auch einige zu einem Scheinquirl angeordnete Achselknospen an ihrer Basis entstanden sind, die dann am Anfang der neuen Triebperiode zu beblätterten Seitenästen auswuchsen. Diese eilten dabei in auffallender Weise dem neuen Endtrieb voraus. Es ist anzunehmen, daß die Zahl der Äste eines jeden Quirls annähernd konstant war. Bei *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 14) sind fünf und bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* (Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 19) sechs Seitenäste je Quirl festgestellt worden. Man vergleiche damit die von BURTT (1899, p. 57) angegebene entsprechende Zahl für die rezente *Araucaria excelsa* R. BR. (5—7). Die soeben genannte Abbildung von *Lebachia piniformis* veranschaulicht ferner, daß daneben, wenigstens bisweilen, sehr kurze Nebenzweige sich aus Blattachseln im apikalen Teil eines Achsenglieds entwickeln konnten, deren Auftreten davon zeugt, daß die Achselknospen zahlreicher waren als der Etagenwuchs an sich vermuten läßt. Wie im allgemeinen bei den Koniferen dürften jedoch die allermeisten rückwärtigen Blätter der Hauptachse frei von Achselknospen gewesen sein. Die betreffenden, außerhalb der Astetagen auftretenden Neben- oder Zwischenzweige waren offenbar nicht in Scheinquirlen angeordnet. Sie blieben unverzweigt und in ihrem Wachstum überhaupt stark gehemmt. Nach kurzer Zeit dürften sie abgestoßen worden sein. Von „Füllsprossen“, wie z. B. bei *Picea*, kann also in bezug auf *Lebachia piniformis* keine Rede sein. In der Tat habe ich derartige Nebenzweige nur an dem betreffenden Thüringer Exemplar gefunden. In den übrigen Fällen, wo Partien der Hauptachse von *Lebachia*-Arten (bzw. von vermutlich zu dieser Gattung gehörenden Sproßformen) erhalten geblieben sind, fehlen sie gänzlich.

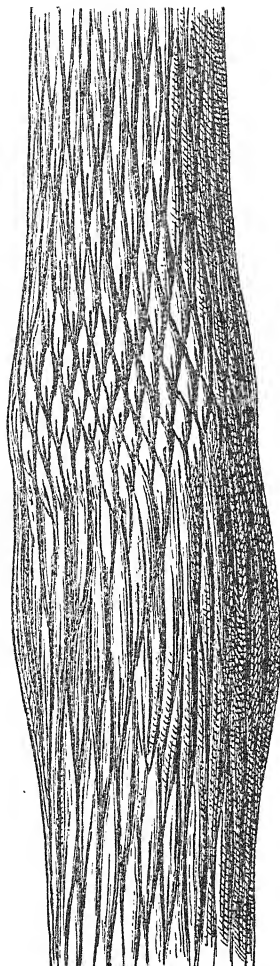
Wie bei den rezenten Araukarien (vgl. SCHULZE 1934, p. 43) stellte die Terminalknospe bei *Lebachia* keine ausgeprägt morphologische Einheit dar. Zonen mit Knospenschuppen oder Narben solcher sind in keinem Fall beobachtet worden. Die jüngsten Produkte des Hauptachsengipfels wurden hier, wie aus Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 zu ersehen ist, statt dessen durch dicht nebeneinanderstehende und einander übergreifende Laubblätter von einer für die Hauptachse normalen Größe und Gestalt eingehüllt und geschützt.

Die Lebachien ähnelten also gewissen heutigen Araukarien in der Verzweigung der Hauptachse. Bei diesen sowie wohl in der Regel auch bei den Lebachien entbehren die rückwärtigen Blätter des Achselproduktes, während solche z. B. bei *Picea* häufig schwächere langtriebartige Seitenäste und bei *Pinus* Kurztriebe ausbilden (vgl. RAUH 1939, p. 89).

Wir gehen nun zu *Ernestiodendron* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* über. Ein von STERZEL (1918, p. 307; Taf. 13, Abb. 126) abgebildetes Exemplar aus Sachsen, das auch in der vorliegenden Arbeit (S. 189) beschrieben ist und zu *Ernestiodendron filiciforme* gehört (Textabb. 3), stellt eine Partie der Hauptachse mit einem Scheinquirl von Seitenästen dar. Auch andere, von demselben Autor nachgewiesene Sproßachsenpartien, die Quirle von gedrängt stehenden Astnarben besaßen, zeugen davon, daß die Hauptachse bei *Ernestiodendron* durch regelmäßigen Etagenwuchs gekennzeichnet war. In den Verzweigungsverhältnissen der Hauptachse stimmt diese Gattung demnach mit *Lebachia* überein; nur fehlen bei ihr, so weit bekannt, Nebenzweige.



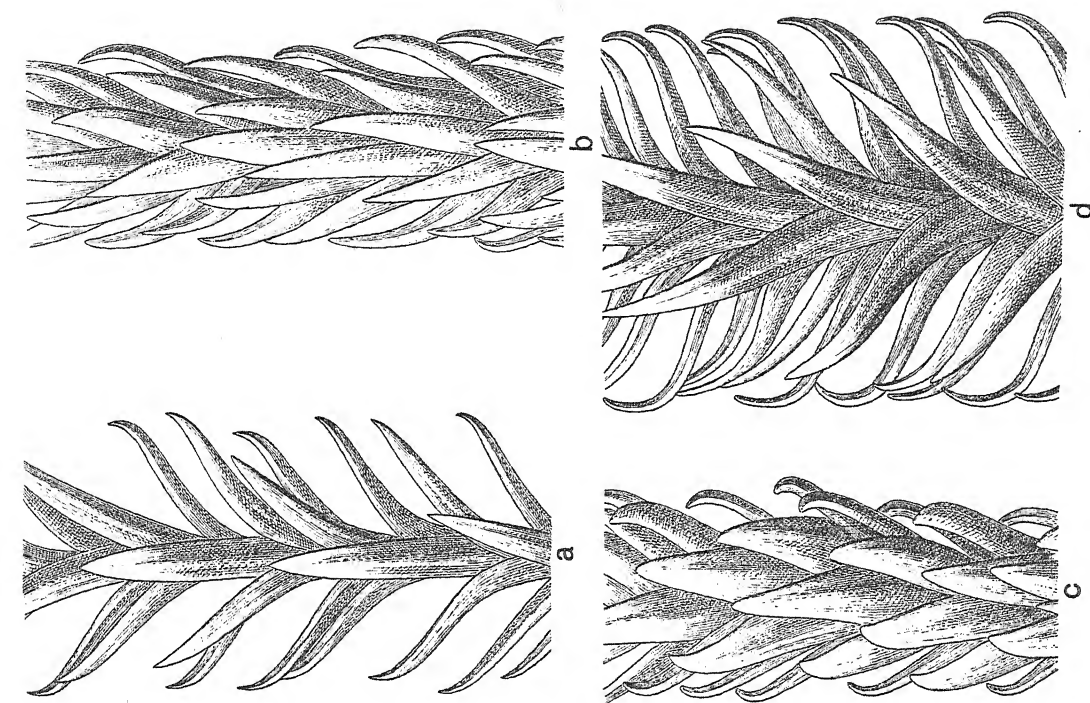
Von *Walchia Arnhardtii* hat GOTHAN (1937, p. 511, Taf. 28, Abb. 3—4, Taf. 29, Abb. 1) ein aufschlußreiches Material beschrieben, das auf S. 234 schon besprochen worden ist. Daß Etagenwuchs auch bei dieser Konifere die Hauptachse ausgezeichnet hat, beweist eine große, im Thüringer Wald aufgefundene Platte. Diese zeigt sowohl fünf in einem Scheinquirl stehende und im ganzen noch erhaltene laterale Sproßsysteme, die einer



Textabb. 2. Partie eines Markausgusses von *Tylodendron speciosum* (nach C. E. WEISS 1869—1872, Taf. XIX/XX, Abb. 1). — 1/1.

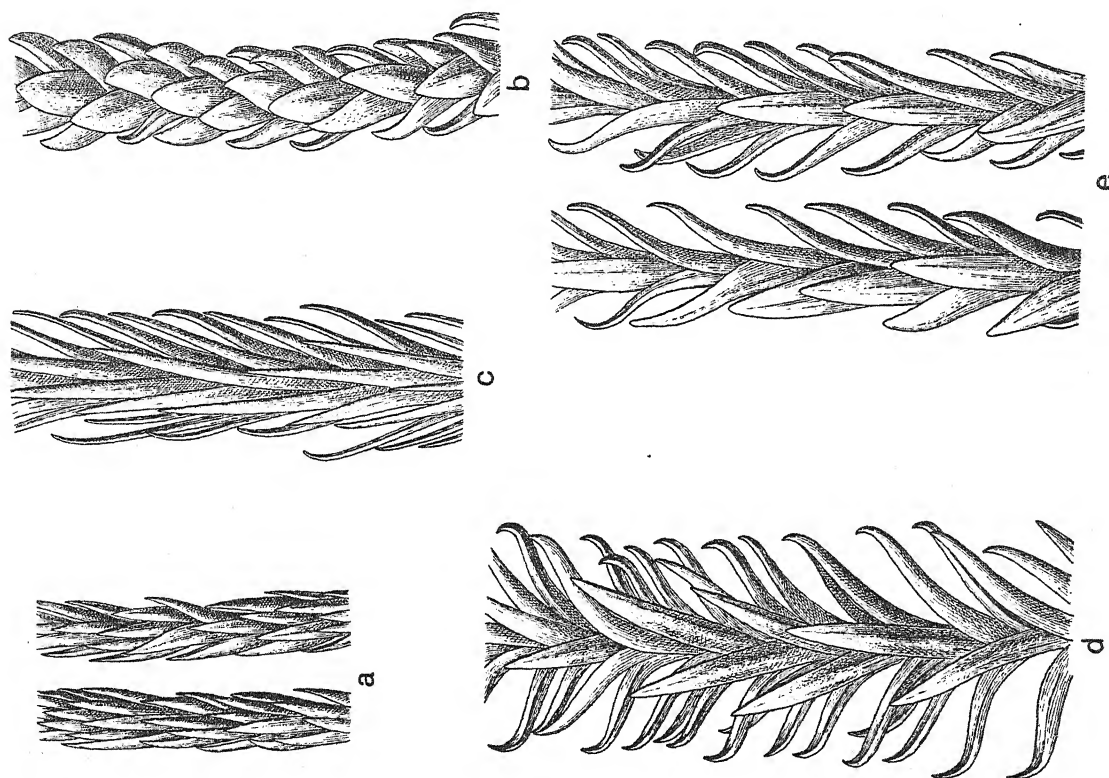
Hauptachse entspringen, als auch daneben quirlig angeordnete Astnarben an dieser. Außerdem lag ein höchstwahrscheinlich hierhergehöriges Stammstück vor, das mit größeren, von Seitenästen hervorgerufenen und quirlig angeordneten Narben an knotenförmigen Verdickungen versehen war. Von Nebenzweigen ist auch an dem Material dieser Art keine Spur zu finden.

Was über gewisse *Lebachia*-Arten, *Ernestiodendron* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* bisher gesagt ist, läßt eine Beantwortung der Frage von ihrer Tracht zu. Nach TROLL (1937, p. 637) sind es die von der longitudinalen Symmetrie diktierten Formen der Verzweigung, welche den Unterschied von Baum und



Textabb. 15. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung. — 4, 5/1.

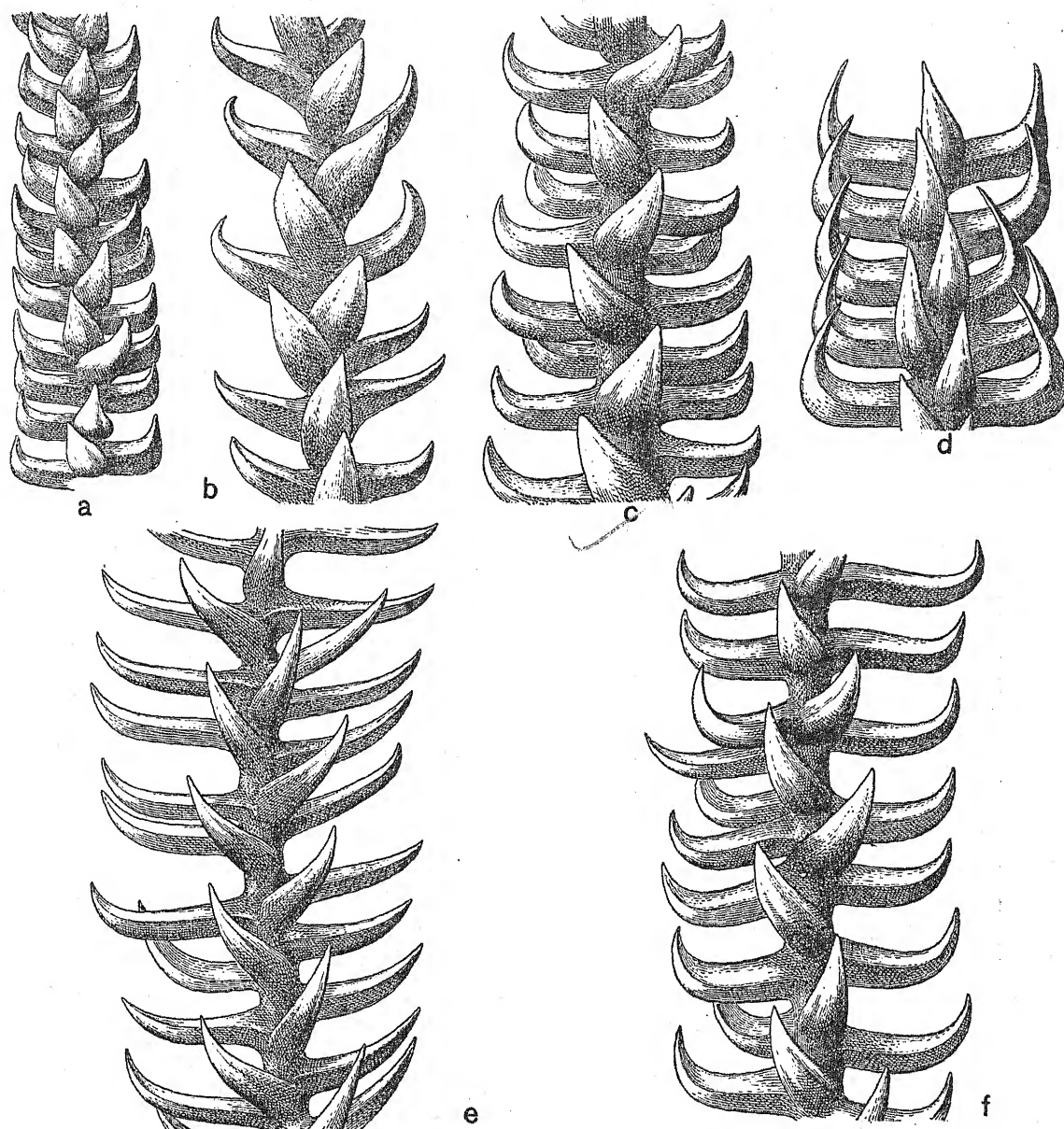
- a. *Lebachia lasifolia* (vgl. Taf. LIII/LIV, Abb. 10).  
 b. *Lebachia piniformis* (vgl. Taf. XXIII/XXIV, Abb. 14).  
 c. *Lebachia himmrii* (vgl. Taf. XCI/XCII, Abb. 5).  
 d. *Lebachia speciosa* (vgl. Taf. LXV/LXVI, Abb. 7).



Textabb. 14. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung. — 4, 5/1.

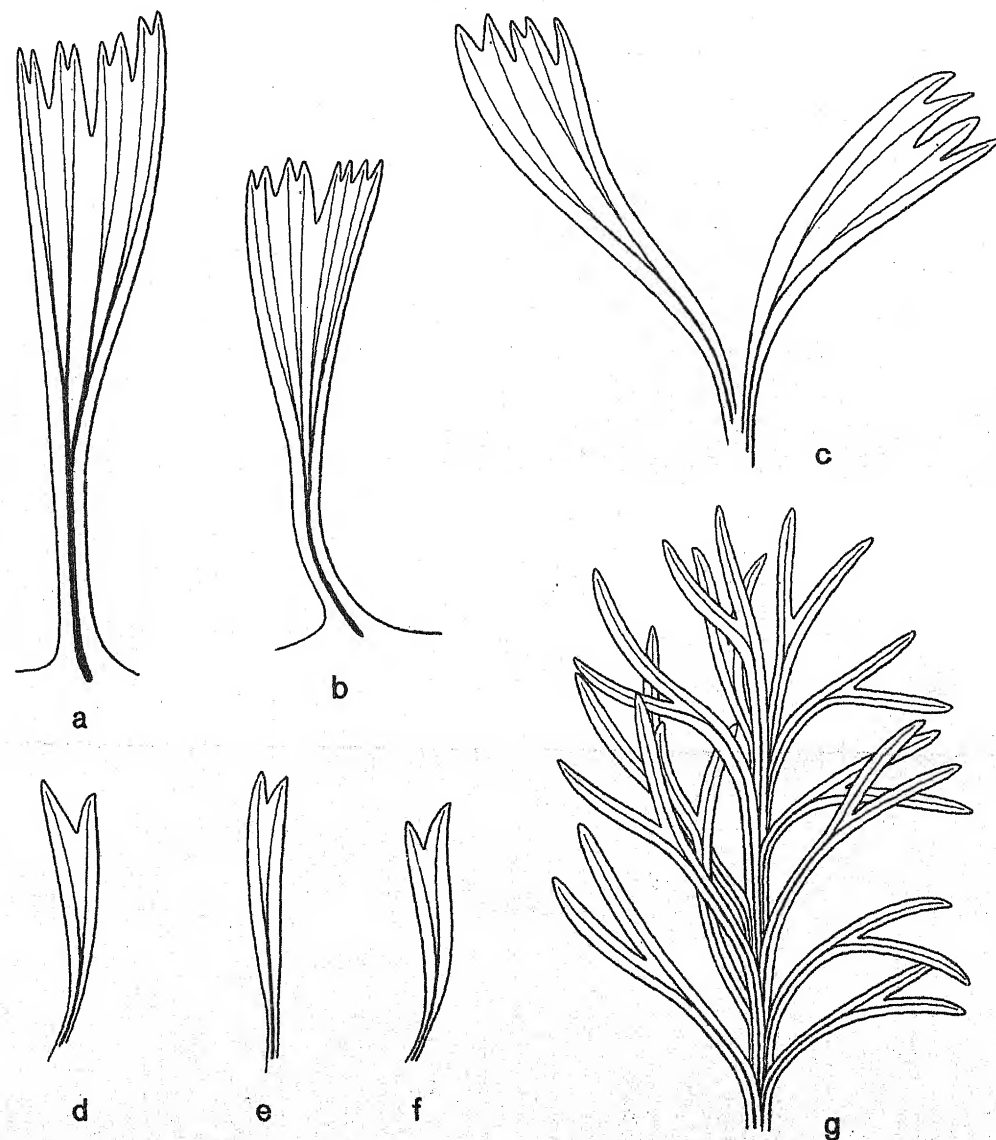
- a. *Walchia (Lebachia?) stricta* (vgl. Taf. CXXXV/CXXXVI, Abb. 12).  
 b. *Lebachia hypnoides* (vgl. Taf. CI/CII, Abb. 17).  
 c. *Lebachia angustifolia* (vgl. Taf. XXXIX/XL, Abb. 10).  
 d. *Lebachia goeppertiana* (vgl. Taf. XLIII/XLIV, Abb. 20).  
 e. *Lebachia parvifolia* (vgl. Taf. XXXI/XXXII, Abb. 23).





Textabb. 16. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung.

a–c. *Ernestiodendron filiciforme* (vgl. Taf. CXIII/CXIV, Abb. 2, Taf. CXI/CXII, Abb. 11, bzw. Taf. CXIX/CXX, Abb. 14). — 4,5/1.  
 d. *Ernestiodendron filiciforme* var. *gracile* (vgl. Taf. CXXV/CXXVI, Abb. 9). — 12,5/1.  
 e. *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* (vgl. Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 12). — 4,5/1.  
 f. *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* (vgl. Taf. CXLVII/CXLVIII, Abb. 5). — 4,5/1.

Textabb. 17. a–f. Laubblätter an Sprossachsen vorletzter (a–c) und letzter Ordnung (d–f) von *Burialia heterophylla* [nach Sahn i 1928, Taf. I, Abb. 1 (a–f) und 2 (a–b)]. — 2,6/1.  
 g. Laubblätter an einer Sprossachse letzter Ordnung von *Carpentaria frondosa* (vgl. Taf. CLXI/CLXII, Abb. 7, in der vorliegenden Arbeit). — 4,4/1.





ihm etwa parallel verläuft [*Lebachia piniformis*, *L. parvifolia*, *L. angustifolia*, *L. mitis*, *L. intermedia*, *Walchia* (*Lebachia*?) *Bertrandii* usw.]. Das Mesophyll dürfte dementsprechend Übergänge vom invers-dorsiventralen zum äquifazialen Bau gezeigt haben. Noch andere Arten der Gruppe A zeigen abstehende bis fast gespreizte, obwohl adaxial mehr oder weniger stark gekrümmte Blätter und leiten zu denen der Gruppe B bezeichnenden über. Während die Arten jener Gruppe in zwei parallelen Streifen angeordnete Spaltöffnungen auf der Blattoberseite besitzen und auf der Blattunterseite nur zwei kleinere Gruppen an der der direkten Belichtung entzogenen Basis aufweisen, zeichnen sich die Blätter innerhalb der Gruppe B durch eine weit gleichmäßigere Verteilung der in isolierten Längsreihen auftretenden Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite aus. Im letzteren Falle dürften die Blätter auch hinsichtlich der Ausbildung und Verteilung des Palisadengewebes vorzugsweise äquifazial gewesen sein, obwohl Übergänge zum invers-dorsiventralen Bau wahrscheinlich nicht gefehlt haben.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß bei den ausgewachsenen Pflanzen mehrerer „Walchien“ (im weiteren Sinne) sowie *Paleotaxites* und *Lecrosia* zwei Blattformen zu unterscheiden sind, nämlich größere Gabelblätter an Hauptachse und Seitenästen (wenigstens zum Teil) und kleinere einfachspitzige Blätter vor allem an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Es handelt sich hier um Heterophyllie im engeren Sinne (vgl. TROLL 1938—1939, p. 1678), eine ungleiche Ausbildung der Blätter an Sproßachsen verschiedener Ordnung, die nach TROLL mit der Differenzierung des Triebsystems (im ganzen betrachtet) in stärkere und schwächere Komponenten zusammenhängt. Als Beispiel für eine derartige Heterophyllie hat TROLL (loc. cit., pp. 1064, 1679) *Ginkgo biloba* L. erwähnt, bei der die Langzweige lappige Blätter und die Seitenzweige verkürzte ganzrandige Blätter tragen. Insbesondere zeichnen sich die Blätter der Langzweige dadurch gegenüber denen der Kurzweige aus, daß sie einen tiefen medianen Einschnitt zeigen. Die Analogie mit den „Walchien“ ist auffallend. Nach dem genannten Autor beruht die Heterophyllie bei *Ginkgo* auf der Fähigkeit der Pflanze, an kräftigen Trieben die Blattform des Jugendstadiums zu wiederholen.

Aus der bei gewissen *Lebachia*-, *Walchia*- und *Lecrosia*-Arten festgestellten Heterophyllie können wir demnach einen Einblick in die ontogenetische Blattfolge bei diesen Koniferen gewinnen. Es ist anzunehmen, daß die Gabelblätter der Hauptachse und der Seitenäste eine Blattform repräsentieren, die entweder mit der Jugendform selbst übereinstimmt oder wenigstens eine Übergangsform zwischen Jugend- und Folgeblättern darstellt. Die Jugendblätter sind bei ihnen ziemlich sicher durch isotome Gabelung der Spreite und isotomgabelige Aderung gekennzeichnet gewesen, und die späteren Blätter vom *Gomphostrobus*-Typ dürften höchstens nur in der Größe und dem Grad der anatomischen Differenzierung von ihnen abgewichen sein.

Diese heteroblastische Entwicklung der Blätter ist bei den rezenten Koniferen nicht selten. DIELS (1906, p. 23; vgl. VISCHER 1915, p. 6) unterscheidet generell drei verschiedene Heteroblastien:

1. Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern,
2. Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern, und
3. Heteroblastien mit Helikomorphien unbestimmten Charakters.

Die Heteroblastien der rezenten sowohl als auch der paläozoischen Koniferen gehören dem zweiten Typus an. Die Hemmung der Folgeblätter betrifft bei ihnen Größe, Zerteilung und Aderung der Spreite sowie ihre Abspreizbewegung während der Entfaltung. Dagegen dürften diese Folgeblätter im anatomischen Bau stets reicher differenziert als die Jugendblätter gewesen sein. TROLL (1938—1939, p. 1389) spricht mit Bezug auf den Übergang von der Primär- zur Folgeblattform von einem Erstarkungsphänomen, das mit der Dickenperiodizität der Sproßachse in Beziehung steht.

Die verschiedenen Blattformen einer Konifere mit heteroblastischer Entwicklung, Jugend-, Übergangs- und Folgeblätter, sind in erster Linie örtlich und zeitlich, d. h. an bestimmte ontogenetische Phasen gebunden, welche letztere allerdings unter Umständen verkürzt bzw. verlängert werden können. Im allgemeinen folgen diese Blattformen regelmäßig aufeinander. Eine später entstandene Form läßt sich ungezwungen aus der vorhergehenden ableiten, so auch offenbar bei den „Walchien“ und verwandten Formen. Bei Störungen in den normalen Wachstumsbedingungen können bekanntlich bei älteren Bäumen gewisser rezenten heteroblastischen Koniferen Rückschläge zu einer Blattform eintreten, die als Übergangsform zwischen Jugend- und Folgeblättern schon früher in der Ontogenie entstanden ist. Analog dürften auch die anomalen Blätter derjenigen in Gallensprosse umgewandelten Seitenzweige letzter Ordnung aufzufassen sein, die bei *Lebachia piniformis* var. *magnifica* (Taf. XXIX/XXX, Abb. 8), *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* (Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 4), *L. piniformis* (typische Form) (Taf. XI/XII, Abb. 3) und *L. parvifolia* (Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 12; vgl. Textabb. 10) nachgewiesen sind. Bei der erstgenannten Form handelt es sich um Gabelblätter vom *Gomphostrobus*-Typ, die die Beblätterung der Seitenäste auszeichnet, aber an den normalen Seitenzweigen letzter Ordnung fehlen. Bei *L. parvifolia* dagegen dürfte es sich hauptsächlich nur um ein kräftigeres Längenwachstum der Laubblätter handeln, da eine Gabelung der Spreiten meist nicht sicher nachweisbar ist. In beiden Fällen ist aber ihr Auftreten mit einer eigentümlichen Symmetrieänderung im Sproßaufbau verbunden. Während der normal beblätterte Teil des Sprosses allseits gerichtete Blätter aufweist, sind die anomalen Blätter der offenbar durch stärkeres Zuströmen von Baustoffen in ihrer Entwicklung gestörte distale Partie durch Überbiegen einseitig gerichtet, was dieser Partie einen eigentümlichen, besenartigen Charakter verleiht.

Endlich ist zu erwähnen, daß ein Rückschlag von der Folgeform zu Gabelblättern nicht nur an Gallensprossen, sondern bisweilen auch normal an weibliche Zapfen tragenden Seitenachsen zweiter Ordnung stattfinden kann. Besonders deutlich tritt diese Erscheinung bei einem Exemplar von *Lebachia piniformis* hervor (Taf. XIX/XX, Abb. 1—2). Die betreffenden Gabelblätter weichen, abgesehen von der gegabelten Spitze, wenig von den unterständigen Laubblättern ab, gehen aber distalwärts in die längeren und viel breiteren, gleichfalls gegabelten Tragblätter (Brakteen) des Zapfens über.

Wie bei den meisten rezenten Koniferen waren die Laubblätter der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* sehr persistent, zumal ihre Blattpolster dem Dickenwachstum der Achsen lange Zeit folgten. Besonders dauerhaft sind sie bekanntlich bei gewissen rezenten Araukarien (SEWARD u. FORD 1906, p. 318; ELLIOTT 1937, p. 118). THOMSON (1913, p. 6) bemerkt, daß sie häufig nicht einzeln, sondern mit dem ganzen Zweig abgeworfen werden. „The persistent condition is . . . the ancestral one for the Conifers, and the *Araucarineae* take precedence over all the others, not only in respect to the greater persistence of their leaves, but also in probably being the only living forms with indications of the two processes by which the persistent habit has been overcome, by the deciduous leaf and by the deciduous branch“ (THOMSON, loc. cit., p. 8). Was die genannten paläozoischen Koniferen betrifft, so dürften beide Gruppen A und B in gleichem Grade durch Abwerfen von Seitensprossen und ganzen lateralen Sproßsystemen charakterisiert gewesen sein, während die einzelnen Blätter im letzteren Falle leichter als bei den Arten der Gruppe A abfielen. Dieser Unterschied hängt mit den oben schon erörterten Differenzen im Bau der Blattbasen zusammen. Da beide Gruppen immergrüne Holzpflanzen umfassen, versteht sich von selbst, daß hier ausschließlich vom Blattfall infolge natürlichen Todes die Rede ist.

BEHRENS (1886, p. 44; vgl. NEGER u. FUCHS 1915, pp. 623) unterscheidet bei den heutigen Koniferen folgende Arten des Blattabwurfs:

- a) Abwurf infolge einer sekundär angelegten Trennungsschicht im Blattstiel;
- b) Abwurf durch den Korkmantel der Achse; und

- c) Abwurf durch eine schon frühzeitig (vor der fertigen Ausbildung des Blattes) angelegte Trennungsschicht.

Die habituell mehr oder weniger an die „Walchien“ erinnernden rezenten Araukarien sind durch den zweiten Typus des Blattabwurfs charakterisiert. Für *Araucaria araucana* (MOL.) K. KOCH führt BEHRENS (loc. cit., p. 30) an, daß Kork schon in der ersten Vegetationsperiode in den Rillen zwischen den Blattpolstern aus der subepidermalen Parenchymschicht gebildet wird. Das Polster wird erst später von der Korkbildung ergriffen, wobei die subhypodermale Palisadenparenchymschicht die phellogene Schicht darstellt. Rings um die Basis der Blattspreite, die noch mehrere Jahre persistiert, dringt das Periderm nach außen in die Spreite eine gewisse Strecke weit vor. Auch hier entsteht nach BEHRENS der Kork aus der subhypo- oder subepidermalen Mesophyllschicht. Nach einigen Jahren entsteht dann unter der absterbenden Blattspreite eine sich allseits an das Periderm der Achse ansetzende Korkplatte, wodurch sie schließlich vom Sproß getrennt wird. Dies ist nach dem genannten Autor der am häufigsten unter den Koniferen vorkommende Typus des Blattfalls. Obwohl der Vorgang des Blattabwurfs bei den Lebachien bzw. den zu *Lebachia* wahrscheinlich gehörenden Koniferenformen naturgemäß nicht genauer verfolgt werden kann, so läßt sich doch aus den an *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* (S. 278) gemachten Befunden mit Sicherheit behaupten, daß bei ihnen die Laubblätter, wenn einzeln abfallend, wie bei *Araucaria* durch den Korkmantel der Achse abgeworfen wurden. Eine besondere Trennungsschicht wie bei rezenten Pinaceen wurde also bei ihnen nicht ausgebildet. Wie man im einzelnen die leichtere Ablösbarkeit der Blätter von *Ernestiodendron* und von den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten erklären soll, läßt sich nur vermuten. Sie hängt zwar in erster Linie mit der zuvor erörterten Organisation der Blattbasen zusammen, in der die Artengruppe B sich von der Gruppe A unterscheidet. Um die ziemlich scharf umschriebenen Narben zu erklären, die die *Ernestiodendron*-Blattspreiten an der Achse hinterlassen, könnte man außerdem einen besonderen Mechanismus annehmen, wie etwa die Bildung einer solchen sekundären Trennungsschicht, wie wir sie an den Blättern von *Taxus* kennen gelernt haben (NEGER u. FUCHS 1915, p. 623). Daß die Gruppen A und B sich in dieser oder ähnlicher Weise je nach dem verschiedenen Habitus der Blätter auch im Typus des Blattabwurfes ungleich verhalten haben, ist an und für sich nicht unwahrscheinlich. Ich erinnere daran, daß der Typus des Blattfalles sogar innerhalb ein und derselben rezenten Koniferengattung wechseln kann, was von BEHRENS (loc. cit., p. 14) für *Dacrydium* festgestellt wurde.

Unter denjenigen *Walchia*-Arten, die wahrscheinlich zu *Lebachia* gehören, gibt es, wie erwähnt, einige mit mehr oder weniger ausgeprägt schuppenförmigen Blättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Diese leiten zu den beiden *Paranocladus*-Arten über, die gleichfalls durch schuppenförmige und meist aufrechte bis mehr oder weniger der Achse angedrückte Blätter gekennzeichnet sind. *Paranocladus* ? *fallax* stellt einen extremen Fall dar, mit lauter kleinen, zugespitzten, dicht spiralig gestellten und übereinandergreifenden, herablaufenden Schuppenblättern an allen Seitenachsen. Die Laubblätter von *P. Dusenii*, deren Epidermisstruktur untersucht werden konnte, haben zwei längere Spaltöffnungsstreifen auf der Oberseite, aber nur zwei kleine basale Gruppen von Spaltöffnungsapparaten auf der Unterseite. Auch hinsichtlich der Ausbildung des Assimilationsgewebes sind diese Blätter sicher invers-dorsiventral gewesen. Irgendwelche Andeutungen einer Gabelung der Spreite oder einer Gabeladerung fehlen. Was die Hauptachse betrifft, ist jedoch die Blattgestaltung ganz unbekannt. Es läßt sich daher nicht sagen, ob diese einfachspitzige oder eventuell Gabelblätter getragen hat.

Großes Interesse beansprucht endlich die Blattgestaltung bei den übrigen in der vorliegenden Arbeit behandelten, auf beblätterte Sproßsysteme gegründeten Gattungen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm, *Carpentieria* und *Buriadia*. Die systematische Stellung ist zwar hier weniger gut bekannt als in bezug



auf die Gattungen *Lebachia* und *Ernestiodendron*, da keine Zapfen bisher gefunden worden sind, aber der Aufbau ihrer lateralen Sproßsysteme und der Laubblätter scheint am nächsten auf Verwandtschaft mit den gleichaltrigen paläozoischen Koniferen hinzudeuten.

Bekanntlich stellt die Beibehaltung der Jugend- oder Übergangsformen bei gewissen rezenten Koniferen, z. B. *Juniperus communis* L., *Actinostrobus acuminatus* PARL. u. a., ein für die Art charakteristisches Merkmal dar. Bei anderen kann der in der Ontogenie normal ziemlich früh sich vollziehende Übergang zwischen Jugend- und Folgeform durch äußere Faktoren bis zur Blühreife verzögert oder sogar ganz verhindert werden. Es liegt nahe, in der Beblätterung der *Carpentieria*-Sprosse durch lauter Gabelblätter eine Analogie zu diesen Verhältnissen zu erblicken. Wegen der etwas abweichenden Gestalt dieser Gabelblätter glaube ich jedoch nicht, daß *Carpentieria* nur als fixierte Jugend- oder Übergangsformen von „Walchien“ betrachtet werden kann. Ihr Vorhandensein bestärkt mich aber in der Auffassung, daß die Gabelblätter der paläozoischen Koniferen eine phyletisch ursprünglichere Blattform als die einfachspitzigen Blätter darstellen, und daß also diese sich aus gegabelten Formen ableiten lassen. Wie bei den *Gomphostrobus*-Blättern war die Blattspreite von *Carpentieria frondosa* an der Gabelstelle und in den Gabelzipfeln verhältnismäßig dick und außerdem auch in der proximalen Hälfte wenig abgeflacht. Ob die Gabelzipfel auch hier je eine bilateral abgeflachte Innenseite einander zugewendet und gerundete oder gekielte Außenseiten besessen haben, kann jedoch nicht entschieden werden.

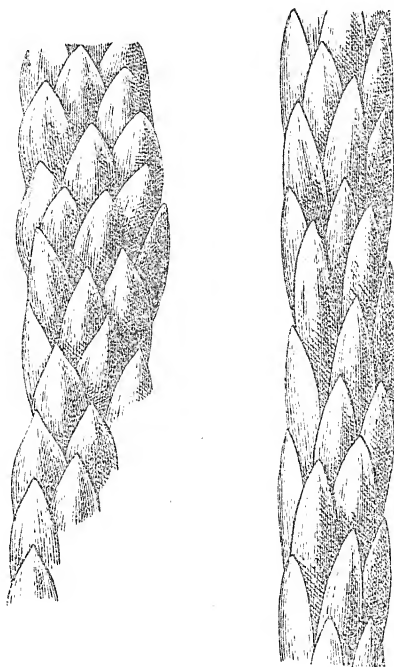
Das laterale Sproßsystem von *Carpentieria frondosa* ähnelt im Abdruck sehr demjenigen gewisser Lebachien mit abstehenden bis fast gespreizten Blättern. Wie bei diesen Formen sind die Blätter von *Carpentieria* bifazial, spiralig gestellt, allseits gerichtet und an der Achse herablaufend. In der basalen Hälfte der Spreite sind sie im Gegensatz zu den *Gomphostrobus*-Blättern linealisch-keilförmig, gabeln sich aber dann wie diese distalwärts isotom. Auch die mediane Ader gabelt sich allem Anschein nach isotom und sendet je einen Gabelzweig in die Zipfel der Spreite.

Noch stärker weichen die *Buriadia*-Blätter von denen der „Walchien“ ab. Sie sind zwar wie die *Carpentieria*-Blätter bifazial, allseits gerichtet, an der Achse herablaufend und in der basalen Hälfte linealisch-keilförmig oder keilförmig, aber apikalwärts gabelt sich die Spreite einerseits seichter, andererseits nicht nur einmal, sondern bisweilen mehrmals isotom. Je nach dem Grad der Zerteilung der Spreite zeigt die in die Blattbasis austretende einfache Ader ein- bis mehrmalige isotome Gabelung. Die Seitenzweige letzter Ordnung scheinen durchgehends nur je einmal gegabelte Blätter getragen zu haben. Sie dürften daher als gehemmte Folgeblätter zu deuten sein.

BOWER (1917, p. 700), der die Blattgestaltung und Blattaderung der Pteridophyten studiert hat, kam zu dem Schluß, „that in all the primitive phyla of Vascular Plants where branching occurs, distal dichotomy is the fundamental mode of that branching“. Aus den obigen Ausführungen über die Laubblätter einiger paläozoischer Koniferen folgt, daß diese Gymnospermenklasse sich in übereinstimmender Weise verhalten hat. Die ontogenetische Reihe begann meist mit solchen Blättern, deren Spreite und einzige basale mediane Ader sich distalwärts isotom gabelten, und schloß mit unverzweigten, einaederigen Nadel- oder Schuppenblättern ab, die reduzierte Gebilde (Hemmungserscheinungen) darstellen. Bei *Buriadia* traten in ähnlicher Weise distalwärts reichlicher gegabelte Blätter an den Achsen vorletzter Ordnung auf, während die der Seitenzweige letzter Ordnung stets nur einmal gegabelt gewesen sein dürften. Bei *Carpentieria* ist zwar die Beblätterung der lateralen Sproßsysteme einheitlich und zeigt lauter je einmal gegabelte Laubblätter. Es ist aber durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die Hauptachse bei dieser Gattung etwas stärker zerteilte Blätter getragen hat. Man könnte demnach annehmen, daß Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern unter den ältesten Koniferen vorherrschend gewesen sind. Ihren reduzierten Charakter dürften die

Folgeblätter der „Walchien“ (im weiteren Sinne) vor allem durch frühzeitiges Erlöschen des Spitzenwachstums erhalten haben, welches bei ihnen das gänzliche Verschwinden der Gabelung und eine extreme Vereinfachung der Aderung herbeigeführt hat.

Es sei daran erinnert, daß die distale Gabelverzweigung der Laubblätter an der Hauptachse und den Seitenästen einiger „Walchien“ gewissermaßen ihr Analogon unter den lateralen Sproßsystemen derselben Koniferen findet, welche ebenfalls, obwohl nur ausnahmsweise distale Dichotomie aufweisen können (vgl. Textabb. 9b).



Textabb. 18. Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung von *Paranocladus? fallax* (vgl. Taf. CLXV/CLXVI, Abb. 3 bzw. 4). — 5/1.

Sämtliche der hier behandelten Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gewächse weichen in ihrer Beblätterung von den Cordaiten des Paläozoikums stark ab. Diese besaßen bekanntlich stets einfache, ganzrandige, lange (0,012—1,0 m) und breite (bis 0,2 m), bandförmige oder lineale bis fast spatelförmige Blätter mit mehreren, etwa parallelen Längsadern. Ihre Blätter waren ferner meist mehr oder weniger weit voneinander entfernt, fielen bald ab und hinterließen dabei große, quergestellte, etwa elliptische Narben an der Achsenoberfläche. In die Blattbasis traten stets mehrere Blattspurstränge ein, die durch wiederholte Gabelung der in der Stele meist doppelten Blattspur entstanden waren. Durch die starke Entwicklung der einzelnen Laubblätter zeichnen sich aber die Cordaiten nicht nur vor den paläozoischen, zum Teil mit ihnen gleichaltrigen Koniferen, sondern vor dieser Klasse überhaupt vornehmlich aus, obwohl Formen mit mehraderigen Blättern auch bei ihr nicht ganz fehlen (vgl. besonders *Agathis* und *Podocarpus* Sect. *Nageia*).

Auch die meisten oberpermischen und untertriassischen Koniferen weichen in der Beblätterung der lateralen Sproßsysteme von den ältesten bekannten Vertretern der Klasse mehr oder weniger ab. Dies gilt besonders

von *Ullmannia* und *Albertia* mit ihren breiteren, eirunden oder verkehrt-eirunden bis lanzettlichen oder sogar linealischen Blättern. Einzelne „Veltzien“ zeigen aber in dieser Hinsicht eine gewisse Ähnlichkeit mit den kräftiger beblätterten *Lebachia*-Arten, und die schuppenförmigen Blätter von *Walkomiella*<sup>7)</sup> erinnern an die von *Paranocladus*. Gabelige Laubblätter fehlen jedoch bei den Koniferen des oberen Perms und der folgenden Perioden gänzlich.

## Anatomie der Vegetationsorgane.

### Die Sproßachse.

Aus den speziellen Teilen dieser Arbeit geht hervor, daß die Sproßachsen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen meist nur als Abdrücke erhalten und strukturbietende Stücke also nur ausnahmsweise gefunden worden sind. Außerdem lassen diese wenigen Reste wegen des Erhaltungszustandes viel zu wünschen übrig. Wir haben daher nur eine mangelhafte Kenntnis von der Anatomie ihrer Sproßachsen, was um so bedauerlicher ist, als es sich um die ältesten bekannten Vertreter des Koniferenstammes handelt. Die wenigen Angaben über das Primärholz, das Sekundärholz, das Mark und die Rinde, welche die bisherigen Untersuchungen geliefert haben, sollen nun zusammengefaßt und erörtert werden.

#### Bau des Primärholzes.

Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der in Betracht kommenden Sproßachsenreste ist wenig über den Bau des Primärholzes bei den „Walchien“ bekannt. Wie in bezug auf die rezenten Araukarien stellt das Primärholz bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* einen, praktisch gesprochen, geschlossenen, das Mark umgebenden Tubus dar, der nur mehr oder weniger schwach hervorspringende Pole aufweist. Es handelt sich um eine echte Eustele mit endarchem Protoxylem. Zentripetales Holz fehlt offenbar ganz. Wie bei den Koniferen im allgemeinen — aber im Gegensatz zu den bei den Cordaiten obwaltenden Verhältnissen — tritt das Primärholz des Stammes quantitativ sehr stark im Vergleich zum Sekundärholz zurück und zeigt die Dicke von nur wenigen Elementen. Der Bau dieser Tracheiden des Primärholzes läßt sich bei *Walchiopremnon* nicht sicher feststellen. Die Spiraltracheiden und folgenden Tracheiden gehen aber sehr rasch in vorzugsweise einreihige Hoftüpfeltracheiden über. H. POTONIÉ (1888, p. 326) glaubte bei *Tylodendron speciosum* Spiral- und Treppentracheiden (?) im Primärholz beobachtet zu haben.

Auch wenn wir also über die Ausbildung des Primärholzes bei den „Walchien“ sehr unvollständig unterrichtet sind, so dürfte doch die Feststellung möglich sein, daß diese sich von gewissen anderen paläozoischen Gymnospermen mit Sekundärholz vom *Dadoxylon*-Typ nicht unwesentlich unterschieden haben. Ein Gegenstück zu der recht mächtigen Entwicklung des Primärholzes, wie sie von BAILEY (1925, p. 588), FRENTZEN (1931 a, I, p. 48) und gewissen älteren Autoren für *Dadoxylon*-Arten beschrieben wurde, ist hier nicht zu finden, und es hat den Anschein, als ob auch typische Treppentracheiden bei den „Walchien“ fehlten. Ich habe den Eindruck bekommen, daß die „Walchien“ sich in bezug auf den Bau des Primärholzes viel mehr den heutigen Araukarien als den betreffenden paläozoischen, wohl meist den *Cordaitales* angehörenden *Dadoxyla* näherten. Nach POOL (1929, pp. 502, 573) finden sich bei *Araucaria* und *Agathis* an den Xylempolen zunächst Spiral- und dann bisweilen einige Netztracheiden, welche letztere auch behöft Tüpfel aufweisen.

<sup>7)</sup> Vgl. Note auf Seite 370 in der vorliegenden Abhandlung.

Auf diese Tracheiden folgen die Hoftüpfeltracheiden des Sekundärholzes. Typische, behöftete Treppentracheiden werden also nicht ausgebildet. Nach BAILEY (1925, p. 593) treten jedoch sporadisch mehr oder weniger quergestreckte behöftete Tüpfel in der Übergangszone auf, was bisweilen an die Verhältnisse bei den echten Treppentracheiden der paläozoischen Cordaiten erinnert.

Ich verweise in diesem Zusammenhang auf die in meiner Ginkgophyten-Arbeit (FLORIN 1936 a, II, p. 10) enthaltene Diskussion über die Tracheidentüpfelung der Gymnospermen, die durch die Untersuchungen BAILEY's veranlaßt und u. a. mit folgenden Sätzen abgeschlossen wurde (p. 13):

„.... sind die Ergebnisse BAILEY's (1925) hervorzuheben, die unzweideutig den lückenlosen Zusammenhang zwischen den getüpfelten Treppen- und den typischen Hoftüpfeltracheiden bei den *Cordaitales*, *Cycadales* usw. gezeigt haben. In bezug auf die *Ginkgoales* habe ich einen ähnlichen Zusammenhang zwischen getüpfelten Netz- und Hoftüpfeltracheiden nachgewiesen, und wenn man bei den Koniferen von Spiraltracheiden mit rundlichen Hoftüpfeln gesprochen hat, so scheint es sich tatsächlich um getüpfelte Netztracheiden zu handeln. Allem Anschein nach ist die Ansicht von BAILEY richtig, daß die *Ginkgoales*, *Coniferales* und *Gnetales* durchgehends eine übereinstimmende, der typischen getüpfelten Treppentracheiden ermangelnde Reihenfolge von Tracheidenformen aufzuweisen haben, durch welche diese Klassen von den *Cycadofilices*, *Cordaitales*, *Bennettitales* und *Cycadales* unterschieden sind.“

#### Bau des Sekundärholzes.

Die Zuwachszonen. — Das einzige hier eingehender bearbeitete Material, das ein wenig Auskunft über die Frage vom Vorhandensein bzw. Fehlen von Zuwachszonen im Sekundärholz der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen geliefert hat, stellen die Stammstücke von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* dar (S. 277). Es handelt sich um Holzkörper mit *Dadoxylon*-Struktur und schwach oder undeutlich markierten Zuwachszonen. Man beobachtet an Querschnitten schmale, konzentrische, bisweilen ziemlich regelmäßig auftretende Bänder von Tracheiden mit engerem Lumen und dickeren Wänden, also von Engholz, das gegen das nach außen folgende Weitholz hier und da recht gut abgegrenzt ist. Bisweilen kann eine plötzliche Zunahme im radialen Durchmesser und damit im Lumen der Tracheiden deutlich erkannt werden, was für echte Zuwachszonen bezeichnend ist. Auch ANTEVS (1917, p. 361) und FRENTZEN (1931 b, p. 618) haben angenommen, daß hier eine schwache „Jahresringbildung“ vorliegt. Der Erhaltungszustand des Holzes ist aber schlecht und gestattet daher die Beobachtung über eine größere Strecke nicht. Ebensowenig läßt sich entscheiden, ob das Weitholz — wie bei der Mehrzahl der heutigen Koniferen — sich durch das Vorhandensein von Hoftüpfeln in den Tangentialwänden vom Engholz unterscheidet.

Nach den an *Walchiopremnon* gemachten Beobachtungen zu urteilen, dürften die „Walchien“ sich etwa wie die rezenten Araukarien verhalten haben. Es gibt bei diesen keine bestimmte Grenze zwischen vorhandener und fehlender Zuwachszonenbildung, da die Zuwachszonen innerhalb ein und derselben Art bald sehr deutlich, bald mehr oder weniger unscharf ausgebildet sein, ja sogar ganz fehlen können (THOMSON 1913, p. 32). Daß aber die Zuwachszonen auch bei solchen rezenten Koniferen, die der nördlich gemäßigten Zone angehören, in ihrer Ausbildung sehr stark variieren können, zeigen z. B. die Untersuchungen von BAILEY u. FAULL (1934, Taf. 99—102) in bezug auf *Sequoia sempervirens* (LAMB.) ENDL. Ob die bei den Araukarien tatsächlich bisweilen vorhandenen Zuwachszonen Jahresringe darstellen, wissen wir nicht. Die gleiche Unsicherheit gilt für die „Walchien“.

Nach THOMSON (loc. cit., p. 33) ähneln die paläozoischen *Cordaitales* im allgemeinen den rezenten Araukarien in bezug auf die diffuse Zuwachszonenbildung. Deutliche Zonen fand er jedoch in einer Wurzel vom *Dadoxylon*-Bau aus der englischen Steinkohlenformation. Nach PENHALLOW (1907, p. 28) weichen die *Cordaitales* eben durch das Fehlen von ausgeprägten Zuwachszonen im Stammholz von den Nadelhölzern mit Ausnahme der Araukarien und der *Ginkgoales* ab. Auch wo etwas deutlichere Zonen bei Cordaiten gefunden



werden, erscheinen sie nach diesem Autor „simply als regions of somewhat unequally variable density, dependent upon regional changes in the thickness of the tracheid walls and the volume of the lumen, the one region merging into the other by somewhat gradual transitions and always without that sharply defined alteration of structure so characteristic of the growth rings in the *Coniferales*“ (vgl. SCOTT 1919, p. 16, und Hofmann 1934, p. 155).

Mit besonderem Nachdruck ist GOTHAN (1904, p. 914; 1905, p. 88; 1907, p. 3; 1908, p. 220; 1911, p. 3; 1924, p. 46) für die Auffassung eingetreten, daß periodische Zuwachszonen bei den paläozoischen *Dadoxylon*-Hölzern fast völlig fehlen. Als Ausnahmen nennt er in der letztgenannten Arbeit (1924, pp. 48, 49) ein einziges unbestimmtes Holz aus dem europäischen Karbon und einige Hölzer aus den Gebieten der Gondwanafloora (vgl. KRÄUSEL u. RANGE 1928). Nach ANTEVS (1916, p. 214; 1917, p. 361) zeigt aber auch *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* aus dem Rotliegenden der Vogesen eine obwohl schwache „Jahresringbildung“, und bei einem von ZALESSKY (1911, p. 21) unter dem Namen *Mesopitys Tchihatcheffi* (GOEPP.) ZALESSKY beschriebenen unterpermischen Stamm sind nach ANTEVS unzweifelhafte Jahresringe nachgewiesen.

Seit einigen Jahren vermehren sich diese Ausnahmen. So hat GOLDRING (1921, p. 326) ein mit ziemlich deutlichen Zuwachszonen versehenes *Dadoxylon*-Holz aus dem oberen Pennsylvanian von Oklahoma in den Vereinigten Staaten beschrieben. Ferner ist durch CARPENTIER (1930, p. 79) ein *Dadoxylon* mit Zuwachszonen aus dem Rotliegenden von Autun in Zentral-Frankreich bekannt geworden. Endlich hat FRENTZEN ein Gymnospermenholz mit sehr ausgeprägten Zuwachszonen aus dem Stephan von Baden-Baden unter dem Namen *Dadoxylon zonatum* FRENTZEN (1931 c, p. 28) beschrieben, und auch ein zweites, *D. anulatum* FRENTZEN benanntes Holz, gleichfalls mit abgegrenzten Zuwachszonen, aus dem Unterrotliegenden derselben Gegend und der bayrischen Rheinpfalz (FRENTZEN 1931 a, II, p. 9). Aus seinen eigenen und gewissen früheren Befunden schloß der letztgenannte Autor, daß die in der Sammelgattung *Dadoxylon* zusammengefaßten Hölzer von araukarioidem Bau aus dem Karbon und Perm der nördlichen Halbkugel nicht ausnahmslos frei von Zuwachszonen sind, wenn auch nach wie vor die Tatsache bestehen bleibt, daß die überwiegende Mehrzahl von ihnen zuwachszonenfrei ist.

Die systematische Zugehörigkeit dieser Dadoxylen mit Zuwachszonen läßt sich in der Regel nicht festlegen. Da aber *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* offensichtlich zu den „Walchien“ gehört, könnte man vermuten, daß auch die übrigen durch das Vorhandensein von Zuwachszonen gekennzeichneten und soeben erwähnten nordhemisphärischen Dadoxylen Koniferenhölzer dargestellt haben, zumal sie meist dem Stephan und dem Rotliegenden zu entstammen scheinen. Daß eine solche Vermutung nicht ohne weiteres berechtigt ist, zeigt aber *Mesopitys Tchihatcheffi*, dessen Primärholz mesarch sein dürfte (vgl. SEWARD 1917, p. 295), während zentripetales Holz bei *Walchiopremnon* sowie in den Sproßachsen der Koniferen im allgemeinen gänzlich fehlt.

Außerdem ist in diesem Zusammenhang zu bemerken, daß Zuwachszonen, die wenigstens ebenso deutlich sind wie bei *Walchiopremnon*, tatsächlich auch in geologisch älteren Hölzern vom *Dadoxylon*-Bau nachgewiesen sind, also in Fällen, wo eine Zugehörigkeit zu den Koniferen ausgeschlossen erscheint. So hat ARNOLD (1930, p. 38) deutliche Zuwachszonen bei oberdevonischen Arten der Gattung *Callixylon* ZALESSKY nachgewiesen. Über *C. Newberryi* (DAWS.) ELKINS et WIELAND (ARNOLD 1931, p. 215) gibt er folgendes an:

„Growth rings were observed in practically all specimens examined, but are usually absent from the first fifteen or twenty millimeters of secondary wood immediately surrounding the pith, and at other places they are absent for a greater distance. Generally they are spaced at intervals of three to seven millimeters, although the spacing is entirely too irregular to constitute a specific character. The radial extent of the 'summer wood' is always small, never more than two or three cells. Concentrically placed zones of crushed tissue may, upon casual examination, present a deceptive appearance of growth rings.“

Zuwachszonen scheinen ferner innerhalb der unterkarbonischen Gattungen *Pitys* WITHAM (emend. SCOTT) (SCOTT 1902, p. 354; GORDON 1934—1935, p. 298), *Biligne* KIDSTON und *Endoxylon* SCOTT (SCOTT 1924 a, pp. 575, 589) vorhanden zu sein. In bezug auf die letztgenannte Gattung führt SCOTT (loc. cit., p. 576) an:

„The evidence for the presence of annual, or at least periodic, rings in this Lower Carboniferous stem seems quite convincing, though the absence of tangential pits may indicate that the differentiation was not so sharp as it is in the recent tree compared“ (d. h. *Ginkgo biloba* L.).

Auch wenn es demnach unsicher bleiben muß, ob die nordhemisphärischen paläozoischen Gymnospermenstämme mit Sekundärholz vom *Dadoxylon*-Typ echte Jahresringe ausbildeten, so kann andererseits nicht geleugnet werden, daß einige von ihnen, vom Oberdevon bis zum Perm, mehr oder weniger ausgeprägte, von einer gewissen Rhythmik in der Gesamtentwicklung zeugende Zuwachszonen besessen haben. Dies gilt also auch von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense*. Eine andere Frage ist, ob alle Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms sich ähnlich verhalten haben. Aus den an den Markausgüssen von *Tylodendron* gemachten Befunden können wir schließen, daß die Hauptachse bei einigen Formen durch periodisches Auftreten von gehemmten Laubblattpolstern und gestauchten, eine gedrängtere Stellung der Blätter bewirkendem Streckungswachstum gekennzeichnet war, während sie bei anderen gleichmäßig ausgebildete Laubblätter getragen hat. Da im Anschluß an COSTER (1927, II, p. 29) anzunehmen sein dürfte, daß die Laubperiodizität mit der Rhythmik der Kambialtätigkeit in engem Zusammenhang gestanden hat, ist es nicht unmöglich, daß die „Walchien“ sich auch in bezug auf die Ausbildung des Sekundärholzes der Hauptachse verschieden verhalten haben, so daß die Zuwachszonen bei gewissen Formen mehr oder weniger deutlich gewesen sind, während sie bei anderen ganz fehlten. Es ist auch damit zu rechnen, daß vielleicht ein und derselbe Baum sowohl nach seinem Alter als auch in verschiedenen Regionen schwächere oder schärfere Zuwachszonen ausbildete. COSTER (loc. cit., I, p. 63) fand z. B. in bezug auf *Pinus Merkusii* JUNGH. et DE VRIESE, dem einzigen rezenten Vertreter dieser Gattung in Asien südlich des Äquators, daß ein junges Bäumchen aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet der Art nur eine sehr unscharfe und oft ringsum nicht geschlossene Ringzeichnung aufwies, während ein dicker Ast eines großen Baumes im Buitenzorger botanischen Garten, Java, neben vielen scharfen, geschlossenen, also für die Koniferen typischen Ringen auch solche besaß, die stellenweise unscharf waren oder sich im Gewebe verloren. Demgegenüber haben die meisten Kiefern derselben Untergattung (*Diploxylon*) scharf markierte echte Jahresringe.

Was die Verwendung der Zuwachszonenverhältnisse in der Diagnostik der Dadoxyla betrifft, so gehen die Meinungen noch auseinander. Während nach GOTHAN (1905, p. 93) das Vorhandensein von „Jahresringen“ meist nur dann für die Bestimmung herangezogen werden kann, wenn schon andere Gründe eine Abtrennung als besondere „Art“ notwendig machen, ist FRENTZEN (1931 a, I, p. 61; vgl. TORREY 1923, p. 57) der Ansicht, daß die wenigen, echte Zuwachszonen besitzenden Hölzer des Paläozoikums als eigene „Arten“ behandelt werden sollten. Es lassen sich Gründe für beide Auffassungen anführen. Da aber solche „Arten“ stets künstlich bleiben müssen, finde ich es mit FRENTZEN zweckmäßig, auch das Vorhandensein bzw. das Fehlen gut markierter Zuwachszonen als „spezifisch“ trennende Merkmale zu verwenden.

Endlich sei erwähnt, daß deutliche Zuwachszonen bei *Dadoxylon Brückneri* KRÄUSEL (KRÄUSEL 1928, p. 248) aus dem Keuper von Koburg in Franken nachgewiesen sind, also bei einem Holz, das wahrscheinlich zu *Glyptolepis* gehört hat (vgl. KRÄUSEL 1938, p. 36). Dieses Holz ist zwar geologisch weit jünger als *Walchiopremnon* und *Tylodendron*, beansprucht aber wegen der Frage der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen „Walchien“ und den triassischen „Voltzien“ großes Interesse. Darauf wird im folgenden mehrfach zurückzukommen sein.

Die Tracheiden. — Der feinere Bau des Sekundärholzes bei den „Walchien“ entspricht demjenigen der paläozoischen Hölzer vom *Dadoxylon*-Typ und ist also durch die araukarioide Tüpfelung von langen, mehr oder weniger prosenchymatischen Tracheiden sowie durch das sporadische oder fehlende Holzparenchym und das Fehlen von Harzgängen gekennzeichnet. Wie auch BANNAN (1936, p. 42) neuerdings hervorgehoben hat, sind derartige harzganglose Gymnospermenhölzer unzweifelhaft geologisch älter als die mit Harzgängen oder -lücken ausgerüsteten. Bekanntlich war der dadoxylöide Sekundärholztyp im Paläozoikum weit verbreitet und trat schon im Oberdevon auf. Er gehört verschiedenen fossilen Gymnospermengruppen an, außer den Koniferen — „Walchien“ und Ullmannien (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 10) — vorzugsweise den *Pityeae* und den *Cordaiten*. Araukarioide Tracheidentüpfelung hat auch das oben erwähnte, wahrscheinlich zu *Glyptolepis* gehörende Holz aus dem fränkischen Keuper, das unter dem Namen *Dadoxylon Brückneri* bekannt ist. In der Jetztzeit herrscht diese nur im Holz der Araucariaceen vor.

Soweit beobachtet werden konnte, treten Hoftüpfel bei den „Walchien“ ausschließlich in den Radialwänden der Tracheiden auf. Tangentialhoftüpfel kommen bei den paläozoischen *Dadoxyla* nur sporadisch vor, während sie bei den rezenten Araucariaceen nicht ganz selten sind (ECKHOLD 1921, p. 474; PATTON 1927, p. 6; WELCH 1928, p. 261; POOL 1929, pp. 496, 568). *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* besitzt ein- bis zweireihige Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen, welche aber von ihnen nur unvollständig bedeckt sind. H. POTONIE (1888, pp. 322, 326) fand bei *Tylodendron speciosum* gleichfalls vorzugsweise ein- bis zweireihige und nur selten dreireihige alternierende Tracheidenhoftüpfel in den Radialschliffen. Das von HOLDEN (1913, p. 246) untersuchte Material zeigte ein- bis zweireihig und alternierend angeordnete Hoftüpfel in den Radialwänden. Ferner sind diese Tüpfelreihen zusammenhängend und laufen offenbar von dem einen Ende der Tracheiden bis zum anderen. Eine Auflösung der Tüpfelreihen in Gruppen kommt nirgends vor.

In der Anordnung und Verteilung der Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen des Stammholzes ähneln die „Walchien“ sehr den heutigen Araukarien, die in der Regel ebenfalls zusammenhängende, ein- bis zweireihige, dann und wann auch dreireihige alternierende Hoftüpfel aufweisen. Zwar kommen bei den Araukarien Abweichungen von diesem Schema vor, da auch opponierte Hoftüpfel besonders im älteren Stammholz beobachtet worden sind, aber diese Anordnung tritt nur selten auf. Daß sie von den „Walchien“ noch ganz unbekannt ist, kann damit zusammenhängen, daß bisher nur sehr wenig zur Untersuchung geeignetes Material vorgelegen hat. POOL (1929, p. 598) ist übrigens der Meinung, daß weder der mehrreihigen Anordnung noch der Alternanz der Hoftüpfel ein allzu großer Wert bei der Charakterisierung des araukarioiden Holztypus zuerkannt werden sollte, da Einreihigkeit bei den Araukarien tatsächlich vorherrscht und außerdem opponierte Anordnung dann und wann tatsächlich vorkommt.

Im Gegensatz zu den „Walchien“ und den heutigen Araukarien weisen die durch vollständige Hoftüpfelbedeckung der radiären Tracheidenwandungen gekennzeichneten *Dadoxyla* des Paläozoikums ausgeprägte Mehrreihigkeit der Tüpfel auf. So weit es sich um Stammholz handelt, dürften hier vorzugsweise *Cordaiten* vorliegen. Bis zu sechs Reihen sind nach FRENTZEN (1931 a, I, p. 46) bei derartigen Hölzern nicht selten zu beobachten, jedoch überwiegt Zweireihigkeit. Eine scharfe Trennung der paläozoischen *Dadoxyla* auf Grund der Anzahl der Tüpfelreihen ist nicht möglich. Es kann statt dessen eine früh einsetzende allmähliche Reduktion der Tüpfelreihenanzahl wahrgenommen werden, so daß man schon bei den „Walchien“ aus dem Rotliegenden einen Bau vor sich hat, der von dem der heutigen Araukarien kaum zu unterscheiden ist.

In der Regel ist bei den heutigen Araucariaceen keine ausgeprägte Tendenz zu einer gruppenweisen Anordnung der Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen wahrzunehmen. Das gleiche gilt für die meisten paläozoischen *Dadoxyla* einschließlich der „Walchien“-Hölzer, obwohl es nicht ganz an Ausnahmen fehlt. So hat ARNOLD (1930, p. 32) ein paar Beispiele von schwach hervortretender Gruppenbildung erwähnt.

Ausgeprägt ist sie nur bei gewissen Arten der oberdevonischen Gattung *Callixylon* (ARNOLD loc. cit.). Bei ihnen enthalten aber die Gruppen zahlreiche Hoftüpfel (12—50) und sind daher weder mit denen gewisser rezenter Koniferen noch mit den ausnahmsweise bei paläozoischen *Dadoxyla* gefundenen direkt vergleichbar. Was dagegen die spärlichere Tüpfelung der Tangentialwandungen betrifft, so sind bei den heutigen Araukarien die Hoftüpfelreihen nur ausnahmsweise zusammenhängend.

Für den araukarioiden Typus der Tracheidentüpfelung ist ferner bezeichnend, daß die einzelnen Hoftüpfel dicht gedrängt aneinanderstoßen und sich dabei gegenseitig abplatten können. Wenn nur eine einzige Reihe vorhanden ist, sind die Hoftüpfel häufig oben und unten abgeflacht; wenn die Tracheidenwand zwei oder mehr miteinander alternierende Reihen enthält, trifft dies für alle Flächen zu, durch welche die Tüpfel in Kontakt miteinander liegen. In dieser Weise können die Hoftüpfel sogar hexagonale Form erhalten. Nach POOL (1929, p. 598) ist eben die Art und Weise, in der der Kontakt zwischen benachbarten Hoftüpfeln herbeigeführt ist, die besonders charakteristische Erscheinung der araukarioiden Tüpfelung. Die Pektinringe verschmelzen schon früh an den Kontaktflächen, wodurch die Tüpfel nur bei der geraden gemeinsamen Partie ihrer Pektinringe voneinander getrennt werden. Im Zusammenhang mit der gedrängten Anordnung der Hoftüpfel in den Tracheiden des Sekundärholzes scheint der Umstand zu stehen, daß sog. Crassulae (früher SANIO'sche Streifen genannt; vgl. z. B. RECORD 1934, p. 25), d. h. die die Primordialeitungsflächen begrenzenden und von gehäufte Interzellulärsubstanz gebildeten Querleisten, im Gegensatz zu den bei allen rezenten Koniferen mit Ausnahme von den Araucariaceen vorherrschenden Verhältnissen nicht persistieren können und also in den fertigen Tracheiden stets fehlen. Es ist aber zu bemerken, daß sie auch dann abwesend sind, wenn — wie es dann und wann vorkommt — die Hoftüpfel nicht aneinanderstoßen.

Die „Walchien“ stimmen nun in der Form und der meist gedrängten Stellung der Hoftüpfel genau mit den Araukarien überein. Auch bei ihnen sind die Tüpfel also an den Kontaktflächen meist mehr oder weniger deutlich abgeflacht und zeigen dort verschmolzene Partien der Pektinringe. Crassulae fehlen. Ganz dieselben Merkmale hat aber auch das Sekundärholz der übrigen paläozoischen, zum Teil zu den Cordaiten gehörigen *Dadoxyla* aufzuweisen.

Die Tüpfel sind außerdem im Sekundärholz sämtlicher *Dadoxyla* etwa ebenso breit wie hoch. FRENTZEN (1931 a, I, p. 41) bemerkt aber, daß ihre Höhe nicht absolut konstant ist, sondern bei gleichem Holz innerhalb engerer oder weiterer Grenzen schwankt. Das von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* vorliegende Material ist zwar nicht genügend gut erhalten, um die Variationsbreite exakt zu bestimmen. Die gefundenen Zahlen, 0,009—0,015 (meist 0,013—0,014), stimmen jedoch recht gut mit den entsprechenden, von FRENTZEN (loc. cit., p. 43) für mehrere *Dadoxyla* festgestellten überein. Die von mir gefundene Variationsbreite beträgt 0,006 mm. Bei den paläozoischen *Dadoxyla* übersteigt nach FRENTZEN die Höhe der Tracheidenhftüpfel nur ausnahmsweise 0,019 mm. Sie scheint bei *Walchiopremnon* durchschnittlich etwa ebenso groß wie bei den älteren Stämmen der heutigen Araukarien zu sein, für welche POOL (1929, p. 506) die Zahlen 0,012—0,015 mm angegeben hat.

Die Pori der Hoftüpfel sind bei *Walchiopremnon* schlecht erhalten. Nur die rundliche Umrißform der inneren Öffnung tritt in den Schliffen hervor. Nach FRENTZEN (loc. cit., p. 49) soll die äußere Öffnung der Pori bei *Dadoxylon* im allgemeinen schmal-elliptisch, schräg-gestellt und sich mit der entsprechenden Öffnung der Pori der Gegentüpfel kreuzend gewesen sein. Dies dürfte meist auch für die rezenten Araukarien gelten.

Obwohl es nicht schwierig ist, typisches Stammholz der rezenten Araucariaceen von dem der übrigen gleichaltrigen Koniferen zu unterscheiden, und es auch keinem Zweifel unterliegt, daß das Stammholz der paläozoischen Koniferen, soweit bisher bekannt, dem der Araucariaceen im Bau entspricht, so soll das Vorkommen alternierender Hoftüpfelanordnung innerhalb ganz anderer Koniferengruppen doch nicht übersehen



werden. Diese Fälle stellen nämlich offenbar keine zufälligen und mehr oder weniger anomalen Erscheinungen dar, sondern fallen innerhalb der normalen Variabilität des Tracheidenbaues bei gewissen rezenten Pinaceen (*Cedrus* und *Keteleeria* nach BAILEY 1933, p. 147; *Pinus Merkusii* nach GROOM u. RUSHTON 1911, p. 469) und Taxodiaceen (*Sequoia* nach BAILEY u. FAULL 1934, p. 238). Obwohl die Tracheidentüpfelung bei *Sequoia sempervirens* im allgemeinen opponiert ist, geht sie nach den zuletztgenannten Autoren bisweilen in eine alternierende und dicht gedrängte Anordnung über, wobei auch die sonst vorhandenen Primordialeitüpfelfelder und Crassulae verschwinden. Derartige Befunde haben folgende wichtige Feststellungen BAILEY's (1933, p. 146) veranlaßt:

„... The distinctions between the two contrasted types of tracheary pitting (d. h. der araukarioiden und der abietoiden Tracheidentüpfelung) are not as infallible diagnostic criteria as has commonly been hypothesized. They cannot be relied upon in dealing with the zone of transitional tracheides — i. e., metaxylem and first formed secondary tracheides — since mixed types of pitting occur in such regions and since ... the primary wood of the *Coniferae* is of a singularly modified and extremely specialized type. POOL and others have called attention to the fact that separate and circular pits may occur in the secondary xylem of Araucarians. Contiguous and more or less flattened pits are of not infrequent occurrence in mature wood of other representatives of the *Coniferae*. Even the occasional occurrence of alternate pitting is not considered by SEWARD to be an infallible criterion of Araucarian affinity. It is evident, accordingly, that the distinctions between Araucarian and Pinaceous types of tracheary pitting are quantitative rather than qualitative.“

Die sekundären Markstrahlen (= Xylemstrahlen, vgl. EAMES u. MAC DANIELS 1925, p. 162). — Bei den „Walchien“ gehören die Markstrahlen zum primitiven Gymnospermentypus, der durch rein parenchymatischen Aufbau ohne Markstrahltracheiden gekennzeichnet ist. Darin stimmen diese Gymnospermen mit den übrigen paläozoischen Dadoxyla einschließlich der Cordaiten, aber mit Ausnahme von *Callixylon* (ARNOLD 1930, p. 33), sowie im großen ganzen mit den lebenden Araucariaceen überein. Nach THOMSON (1913, p. 28) sollen die als Markstrahltracheiden bezeichneten Gebilde nicht nur bei den *Cordaitales*, sondern auch bei den Araucariaceen gänzlich fehlen. POOL (1929, p. 616) fand aber, daß Tracheidenzellen mit dickeren und behöft Tüpfel enthaltenden Wänden ausnahmsweise bei *Araucaria* vorkommen, und zwar besonders in der Nähe der Blattspuren. BANNAN (1934, p. 268) hat dann bestätigt, daß typische Markstrahltracheiden sporadisch im Stammholz der rezenten Araucariaceen anzutreffen sind. Er fand sie jedoch im Gegensatz zu POOL ausschließlich dort, wo die Markstrahlen ihren Ursprung genommen hatten, und niemals in den zentralen Zellreihen alter Markstrahlen. Dagegen konnte er das zufällige Vorhandensein dickwandiger Parenchymzellen in sowohl neuen als auch alten Markstrahlen feststellen. Man dürfte aus all dem annehmen können, daß die Araucariaceen zwar eine gewisse Variabilität im Bau der Markstrahlen des Stammholzes aufweisen, aber mit den paläozoischen Cordaiten und „Walchien“ darin übereinstimmen, daß die Markstrahlen in der Regel aus lauter dünnwandigen Parenchymzellen bestehen und daß dies stets für den größten Teil ihrer Länge gilt.

Bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* sind die Markstrahlen des Sekundärholzes überwiegend einreihig und nur zu 10% in 1—2 (—4?) Stockwerken opponiert zweireihig. Rein zweireihige Markstrahlen kommen nicht vor. Im Holz von *Tylodendron speciosum* (H. POTONIE 1888, p. 327; HOLDEN 1913, p. 246) sind sie ebenfalls meist nur einreihig und nur selten streckenweise in ein bis drei Stockwerken auch zweireihig. Demgegenüber weisen gewisse Dadoxyla eine etwas größere Neigung zur Mehrreihigkeit der Markstrahlen auf. Mit der Dreireihigkeit ist die Grenze jedoch erreicht. Bei einigen paläozoischen Formen tritt nach FRENTZEN (1931a, I, p. 53) die Zweireihigkeit als hervorstechende Eigenschaft auf. Allerdings sind auch bei ihnen fast immer auch einreihige Markstrahlen in wechselnder Frequenz vorhanden. Nach demselben Autor sind Dadoxyla mit nur einreihigen Markstrahlen relativ selten; meist kommen neben den einreihigen auch solche vor, die wenige, meist 1—3, seltener 4 oder 5 Zellen hoch zweireihig sind. Mit ihnen stimmen

nicht nur die „Walchien“, sondern außerdem die lebenden Araucariaceen nahe überein, welche letztere überwiegend einreihige Markstrahlen besitzen. Nach POOL (1929, p. 612) sind daneben auch bei ihnen nicht selten teilweise zweireihige Markstrahlen anzutreffen, bei denen also im Tangentialschnitt durch das Holz eine bis wenige Zellen horizontal verdoppelt sind. Die Markstrahlen werden in keiner der genannten Gymnospermen-Gruppen durch diese partielle Zweireihigkeit wesentlich verbreitert. Überall sind die Marginalzellen bei ihnen etwa ebenso hoch wie die mittleren Zellen. Nach FRENTZEN (1931 a, I, p. 56) ist die Durchschnittshöhe der Markstrahlzellen bei den paläozoischen Dadoxyla wenig größer als bei den lebenden Araukarien. Die Querschnittsform dieser Zellen unterliegt etwas größeren Schwankungen im fossilen Material. So sind sie z. B. bei *Walchiopremnon* quadratisch bis hochrechteckig, während bei den Araukarien entsprechende Unterschiede zu fehlen scheinen.

Bei den Koniferen schwankt nach BANNAN (1937, p. 717) u. a. die Höhe oder Stöckigkeit der Markstrahlen in verschiedenen Partien des älteren Stammholzes und bei verschiedenen Bäumen, und zwar je nach der Weite der Zuwachszonen und dem Abstand vom Mark (vgl. ESSNER 1883, p. 3), ja sogar in verschiedenen Partien derselben Zuwachszone (BAILEY u. FAULL 1934, p. 240). Bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* habe ich 1—68 Zellen hohe Markstrahlen gefunden; meist sind sie jedoch 2—8 Stock hoch. H. POTONIÉ (1888, p. 327) fand bei *Tylodendron speciosum* über 20-stöckige Markstrahlen, doch sind sie meist niedriger (vgl. HOLDEN 1913, p. 246). Nach GOTHAN (1905, p. 30) sind die fossilen Dadoxyla durch hohe, 30—50-stöckige Markstrahlen gekennzeichnet, während diese bei den rezenten Araucariaceen niedriger, häufig 7- oder in älterem Holz bis 10-stöckig, aber selten über 15-stöckig sein sollen (vgl. HOLDEN 1913, p. 246). Demgegenüber hebt POOL (1929, p. 612) hervor, daß in älteren *Araucaria*-Stämmen bis 38-stöckige Markstrahlen tatsächlich nicht selten sind und daß die niedrigeren, von GOTHAN gefundenen Zahlen wahrscheinlich jüngeren Holzkörpern entstammen. Obwohl diese Einwendung zum Teil berechtigt erscheint, steht es trotzdem fest, daß die Stöckigkeit der Markstrahlen bei mehreren paläozoischen Dadoxyla, einschließlich *Walchiopremnon*, variabler ist als bei den rezenten Araucariaceen.

Die Kreuzungsfeldtüpfelung ist bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* nicht erhalten. Dagegen hat H. POTONIÉ (1888, p. 327) in bezug auf ein zu *Tylodendron speciosum* gehörendes Stammholz feststellen können, daß die Kreuzungsfeldtüpfel mit spaltenförmigem Porus versehen und schräg gestellt sind und daß sie horizontal zu zweien je Kreuzungsfeld nebeneinanderliegen. Bei den lebenden Araukarien finden wir auf jedem Kreuzungsfeld derartige einseitig behöft Tüpfel in einer Gruppe angeordnet, die nach POOL (1929, p. 496) in der Regel aus zwei oder mehr vertikalen Reihen besteht, während das ältere Stammholz von *Agathis* nach demselben Autor häufig nur eine einzige horizontale Reihe von 1—3 Tüpfeln je Kreuzungsfeld besitzt und also an die bei *Tylodendron* beobachteten Verhältnisse erinnert. Die paläozoischen Dadoxyla zerfallen in dieser Hinsicht nach GOTHAN (1905, p. 36) und FRENTZEN (1931 a, I, p. 59) in zwei Gruppen, von denen die eine auffällig wenige und dann meist in der Mitte des Kreuzungsfeldes stehende Tüpfel besitzt, während bei den Angehörigen der anderen Gruppe die Tüpfel in größerer Zahl und dann meist in 2—3 Reihen je Kreuzungsfeld, also wie bei den heutigen Araukarien stehen. Von Interesse ist, daß zu jener Gruppe außer *Tylodendron speciosum* auch diejenigen *Dadoxylon*-Arten, *D. saxonicum* und *D. Schrollianum*, gehören, die wahrscheinlich Hölzer von „Walchien“ darstellen (vgl. S. 294). Es dürfte daher anzunehmen sein, daß diese paläozoischen Koniferen sich von den habituell an sie so stark erinnernden lebenden Araukarien in der Kreuzungsfeldtüpfelung durchgehends unterschieden haben.

Die oben erwähnte *Dadoxylon*-Art aus dem Keuper von Koburg, *D. Brückneri*, besitzt nach KRÄUSEL (1928, p. 248) niedrige, einreihige Markstrahlen, bei denen die Kreuzungsfeldtüpfelung nirgends mehr erkennbar ist.

Was endlich die Frequenz der Markstrahlen betrifft, so schwankt sie bekanntlich bei Koniferenhölzern in verschiedenen Höhen und in verschiedenen Zuwachszonen des Stammquerschnittes und besitzt daher keine diagnostische Bedeutung.

#### Bau des Markes.

Wie aus der speziellen Darstellung (S. 277, 279) hervorgeht, besitzt *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* ein relativ weites, unregelmäßig gefächertes Mark, das vorzugsweise aus ziemlich großen, rundlich-polygonalen Parenchymzellen mit dünnen, ungetüpfelten Wänden aufgebaut ist. Die Hohlräume sind offenbar durch mechanische Zerstörung des Markgewebes, d. h. protogen (vgl. NETOLITZKY 1935, p. 110) entstanden, was auf dessen Unfähigkeit, mit dem Wachstum des Holzkörpers gleichen Schritt zu halten, zurückzuführen ist. Die Zerklüftung des Markgewebes erfolgte durch schizogene Trennung der Zellen. Die Querplatten des Markes schließen aber außerdem zahlreiche besondere Gewebepartien ein, an deren Rändern die Parenchymzellen meist größer als sonst und in der Längsrichtung des Stammes ein wenig verlängert sind. Bisweilen ist der Zwischenraum zwischen zwei benachbarten, übereinandergelegenen Partien durch eine einzige Schicht stärker verlängerter Markzellen ausgefüllt. Die betreffenden Gewebepartien enthalten meist ausschließlich kohlige, stark zerstörte Reste von Zellen, nur hier und da sind noch einige unversehrt geblieben, die dann stets von demselben Typus sind wie die gewöhnlichen Markparenchymzellen. Ich habe schon die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um Gruppen von Sekretzellen, oder nach der von SPERLICH (1939, p. 1) befürworteten Terminologie um eine Art von Exkretionsgewebe gehandelt hat, das bei der Fossilisierung das Eindringen von Kieselsäure verhinderte und deshalb nicht erhalten geblieben ist. Aus Abb. 1, Taf. CLIX/CLX, ist ersichtlich, daß derartige Gewebepartien sowohl im zentralen Teil als auch in der Markscheide auftreten und daß sie in jeder Querplatte zahlreich sind. In der Regel sind sie im Stammlängsschnitt quergestreckt, aber in der Nähe der Peripherie sind — unter Beibehaltung derselben Höhe — auch kürzere Partien von Exkretionsgewebe zu beobachten.

Bei *Tylodendron speciosum* ist gleichfalls das weite Mark mehr oder weniger unregelmäßig von querliegenden Gewebepplatten gespalten und besteht aus großzelligen Parenchymzellen, deren Wände dünn und ungetüpfelt sind.

Außerdem zeigen bisweilen schon Achsenabdrücke von *Lebachia* und *Ernestiodendron*, daß das Mark bei diesen Koniferen fächerig war. Als Beispiele nenne ich *Lebachia Goeppertiana* (Taf. XLIX/L, Abb. 3), *L. laxifolia* (Taf. LV/LVI, Abb. 5 und 8, Taf. LIX/LX, Abb. 10 und 11) und *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXIII/CXIV, Abb. 1 und 4).

Wie schon erwähnt (S. 280), findet sich ähnlich gebautes Mark bei *Dadoxylon Brückneri* aus dem Keuper von Koburg. Auch in diesem Falle sind offenbar zerstörte Partien von Exkretionsgewebe in den Markplatten vorhanden. Sie scheinen aber weniger zahlreich je Querplatte zu sein, wozu kommt, daß die angrenzenden Markparenchymzellen keine besondere Gestalt oder Richtung aufweisen und im Vergleich mit der Mehrheit der Markparenchymzellen eher kleiner als größer sind. Wie bei den „Walchien“ fehlen auch einzelne Sklerenchymzellen gänzlich. Gruppen von Markzellen, die dem Exkretionsgewebe von *Walchiopremnon* entsprechen dürften, sind zwar von RENAULT (1896 b, p. 368) in unterpermischen Stämmen vom *Dadoxylon*-Typ („*Cedroxylon*“ *varollense* RENAULT et ROCHE; vgl. KRÄUSEL 1919, p. 195) bei Autun in Zentral-Frankreich nachgewiesen und als harzführend bezeichnet, aber in diesem Falle war das Mark nicht gefächert. Außerdem hat SOLMS-LAUBACH (1884, p. 10) umschriebene Gruppen von Markzellen mit reichlichem braunen Inhalt in den vegetativen Achsen letzter Ordnung der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* gefunden, die

jedoch, wahrscheinlich irrtümlich, als Steinzellen gedeutet wurden. Das Mark dürfte auch hier nicht-gefächert sein.

Markfächerung kommt außer bei „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* vor allem bei paläozoischen Cordaiten, mesozoischen sog. Protopinaceen und gewissen rezenten Pinaceen vor. Es hat sich aber gezeigt, daß hinter dieser Bezeichnung sich ganz verschiedene Bautypen verbergen, was für die Diskussion über die Verwandtschaftsverhältnisse der betreffenden Gruppen nicht bedeutungslos ist. Nebenbei sei bemerkt, daß die bei gewissen rezenten Pinaceen an den Grenzen der Jahrestriebe vorhandenen Marklücken und Knotendiaphragmen besondere Gebilde darstellen, die in diesem Zusammenhang außer Acht gelassen werden (vgl. JAHN 1894, p. 355, und LEWIS u. DOWDING 1924, p. 217).

Der Markkörper der Cordaiten wurde zuerst von WILLIAMSON (1851, p. 344) gründlicher untersucht und richtig gedeutet. Das weite gefächerte Mark weicht von dem von *Walchiopremnon* nicht nur durch das Fehlen von größeren Exkretionsgewebekomplexen, sondern auch dadurch ab, daß nur sein zentraler Teil quergestellte, parenchymatische, mit protogen entstandenen Hohlräumen abwechselnde Markplatten aufweist. Die an das Primärholz grenzende, weit dünnere periphere Markzone blieb zusammenhängend und besteht aus etwas dickwandigeren, aber immer noch ungetüpfelten Parenchymzellen (WILLIAMSON loc. cit., p. 349). Nach dem genannten Autor ist anzunehmen, daß der Bau des Markkörpers sowohl in Achsen verschiedenen Alters als auch bei verschiedenen Arten in bezug auf die Dichte der Querplatten variiert hat. Nach RENAULT (1879, p. 287) sind die Zellen im peripheren Teil des Markes meist höher als breit, während das umgekehrte Verhältnis für die zentrale gefächerte Partie zutrifft. Dort wurden sie offenbar im Zusammenhang mit dem wachsenden Durchmesser der Achse quergestreckt und zum Teil zerrissen.

In derselben Weise ist der Markkörper bei den Arten der zu den *Cordaitales* gehörenden Gattung *Mesoxylon* SCOTT et MASLEN in der Regel aufgebaut (MASLEN 1911, p. 391; SCOTT 1912, pp. 1013, 1018). Bisweilen kommt es bei *M. poroxyloides* SCOTT et MASLEN vor, daß die Markdiaphragmen ihrerseits sekundär gefächert sind. Der cordaitoide Markaufbau ist übrigens ausnahmsweise auch innerhalb der devonischen Pityaceen-Gattung *Callixylon* festgestellt worden (ARNOLD 1931, p. 213).

Während „Walchien“ und Cordaiten bezüglich des gefächerten Markes bis zu einem gewissen Grade einander ähnlich sind, weichen beide Gruppen scharf von den geologisch jüngeren Koniferen mit sog. diaphragmatischem Mark ab. Die rezenten Gattungen *Picea*, *Abies* und *Keteleeria* zeigen nach von WETTSTEIN (1890, p. 511), JEFFREY (1905, p. 9), TASSI (1906, p. 87), VOIGT (1917, p. 13), KUBART (1924, p. 275), STEINBÖCK (1926, pp. 13, 16), PILGER (1926, p. 282), BAILEY (1933, p. 152), SLYPER (1933, p. 500), NETOLITZKY (1935, p. 113) und PLAVŠIC (1936, p. 446) quer im Mark verlaufende Sklereidendiaphragmen, die mit unverdicktem Parenchym abwechseln. Die Sklereiden stellen verdickte, reich getüpfelte, plattenförmige Zellen dar. Nach von WETTSTEIN (loc. cit., p. 512) sind bei *Picea omorica* (PANČ.) WILLK. die an den Holzkörper anstoßenden Teile des Markes gleichfalls aus dickwandigen Elementen zusammengesetzt, welche einen sklerenchymatischen Beleg rings um das Mark bilden und sich in ziemlich regelmäßigen Abständen in die erwähnten Diaphragmen fortsetzen. Meist dürfte jedes von diesen das Mark nur unvollständig durchqueren. Bei *Abies magnifica* MURR. hat aber JEFFREY (loc. cit., Taf. 3, Abb. 21) vollständige Diaphragmen abgebildet. Nach ihm zeigt außerdem das zwischen ihnen vorhandene Parenchym die Tendenz, sich zu desorganisieren, wodurch Marklücken entstehen. Allem Anschein nach stellen sie hystero gene Hohlräume dar (vgl. NETOLITZKY, 1935, p. 111).

Zum *Abies*-Typus gehört ferner der Bau des Markes bei gewissen sog. Protopinaceen jungmesozoischen Alters. Besonders deutlich treten die Sklereidendiaphragmen in den Zweigen von *Araucariopitys americana* JEFFREY (JEFFREY 1907, p. 438) aus der Kreide von Staten Island im östlichen Nordamerika hervor, sind aber



auch in den Achsen von *Protopiceoxylon exstinctum* GOTHAN (GOTHAN 1910, p. 15) aus der unteren Kreide von Spitzbergen zu erkennen, obwohl sie dort kürzer sind und den Markraum nur zum Teil durchqueren. Die genannten Protopinaceen machen also hinsichtlich des Markaufbaues einen rezenten Eindruck. Die Markfächerung durch Ausbildung von Sklereidendiaphragmen ist bei ihnen und gewissen rezenten Pinaceen eigenartig und ganz verschieden von der bei den Cordaiten einerseits und den „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* andererseits festgestellten Art der Fächerung. Jener Typus kann also nicht als Zeichen von Primitivität bei den betreffenden Koniferen aufgefaßt werden (vgl. JEFFREY 1905, p. 31).

Bei den rezenten Koniferen mit dadoxyloidem Holz, den Araucariaceen, fehlen Markdiaphragmen. Dagegen hat *Araucaria* einzelne Steinzellen und *Agathis* sogar Sklerenchymnester, die jedoch niemals zu Querbändern entwickelt sind (JEFFREY 1912, p. 566). Außerdem sind die Markparenchymzellen bei ihnen oft tanninhaltig oder mit schleimigem Inhalt versehen (PILGER 1926, p. 251).

Der Markaufbau bei den „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* zeigt endlich, daß man bei der Bestimmung von gefächerten Markkörpern almesozoischen Alters vorsichtig sein muß. LIGNIER (1895, p. 17) hat das Vorkommen eines „cordaitoiden“ *Artisia*-Markes aus dem Lias von Sainte-Honorine-la-Guillaume (Orne) in Frankreich angegeben. Meines Erachtens kann aber dieser Fund keineswegs sicher als Zeichen von der Existenz mesozoischer Cordaiten aufgefaßt werden (vgl. auch FLORIN 1936 a, II, p. 47).

#### Die Rinde mit den Blattbasen.

Was die Rinde oder den außerhalb des Kambiums gelegenen Teil der Achsen betrifft (vgl. BÜSGEN 1917, p. 113, und RECORD 1934, p. 9, Note), so konnte er nur bei *Walchiopremnon (Lebachia?) valdajolense* untersucht werden. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der betreffenden Gewebe läßt sich aber auch hier keine eingehendere Untersuchung durchführen. Außerhalb einer dünnen, stark verzerrten Zone, die offenbar das Kambium und die jüngsten, gleichfalls in radialen Reihen angeordneten Elemente des sekundären Phloëms enthält, folgt auf dem Stammquerschnitt eine Zone von wechselnder Breite, die aus den älteren Elementen des sekundären Phloëms besteht. Diese ist an einzelnen besser erhaltenen Stellen mehr oder weniger deutlich geschichtet, indem ungefärbte oder gelbliche, wahrscheinlich aus 1—3 tangentialen Zellreihen bestehende Bänder mit einfachen tangentialen Reihen von Zellen abwechseln, welche letztere eine schwarz gefärbte Substanz enthalten. Nach außen hin ist das sekundäre Phloëm noch schlechter erhalten und die Schichtung seiner Elemente gänzlich zerstört. Die licht gefärbten Bänder dürften Siebröhren und vielleicht auch Parenchymzellen enthalten. Die mit schwarz gefärbtem Inhalt versehenen Zellen sind, wie der Längsschnitt zeigt, sehr langgestreckt und haben wenig verdickte Wände. Wie die Querwände dieser Zellen gerichtet sind, ist nicht festzustellen. Das sekundäre Phloëm enthält schließlich auch Markstrahlen, die einreihig sind und eine wechselnde Stöckigkeit aufweisen.

Von der primären Rinde sind nur kümmerliche Reste übrig geblieben, die zu stark zerstört sind, um nähere Angaben über ihren Bau zu ermöglichen. Nur soviel läßt sich sagen, daß das für *Cordaites* und *Mesoxylon* bezeichnende, sklerotische sog. *Dictyoxylon*-Gewebe hier gänzlich gefehlt hat.

Im Bau des sekundären Phloëms scheint *Walchiopremnon* dagegen eine gewisse Ähnlichkeit mit *Mesoxylon* gezeigt zu haben, da auch bei dieser Gattung lichter gefärbte Bänder von Siebröhren und Parenchymzellen mit tangentialen Reihen von langgestreckten, röhrenförmigen Zellen, die eine schwarz-gefärbte Substanz (Harz oder Tannin?) enthalten, abwechseln (MASLEN 1911, p. 389; SCOTT 1918, p. 450). Harzkanäle oder dergleichen fehlen in der Rinde bei beiden Gattungen gänzlich, ebenso wie bei der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 10).

Im Gegensatz zu *Walchiopremnon* besitzen die rezenten Araukarien (BORGMAN 1879, p. 53; MOELLER 1882, p. 31; STRASBURGER 1891, p. 77) keine regelmäßig schichtenweise Anordnung der Elemente im sekundären Phloëm. Soweit sich aus einem einzigen Fall beurteilen läßt, waren daher die ältesten bekannten Koniferen in dieser Hinsicht den Pinaceen ähnlich. Ein eingehender Vergleich mit rezenten Koniferenrinden ist jedoch wegen des schlechten Erhaltungszustandes der *Walchiopremnon*-Rinde ausgeschlossen.

Wie im speziellen Teil (S. 280) schon geschildert wurde, kommt an der Stammoberfläche von *Walchiopremnon* etwas Periderm in den Rillen zwischen den Blattbasen vor. Vor allem ist aber Oberflächenperiderm an den Blattbasen selbst ausgebildet und hat die Epidermis ersetzt. Dieses Periderm zeigt überall dünnwandige und tafelförmige, d. h. in der Radialrichtung mehr oder weniger abgeflachte Korkzellen, die durchgehends in radialen Reihen angeordnet sind. Das Stammpiderm vereinigt sich mit dem Blattperiderm zu einer unregelmäßig um den Stamm verlaufenden Schicht, die im Zusammenhang mit der Persistenz der Blätter offenbar erst verhältnismäßig spät entwickelt wurde. Periderm ist außerdem an den im Stamm eingebetteten Astbasen gefunden worden. Bei *Walchiopremnon* blieben die Korkschichten aus dünnwandigen Parenchymzellen bestehen, enthielten also keine Steinzellen.

Von den Befunden an *Walchiopremnon* zu urteilen, haben die Korkschichten eines Stammes von etwa 10 cm Durchmesser nur noch ganz geringe Gewebemassen als feine Borkenschuppen abgeworfen. Ob eine mehr typische Borkenbildung überhaupt vorgekommen ist, ist zweifelhaft. Jedenfalls trat sie erst viel später in der Lebensgeschichte des Baumes auf. Den Blattfall bei den „Walchien“ habe ich schon im Kapitel über die Morphologie der Blätter behandelt.

## Die Laubblätter.

### Innerer Bau.

Wenn wir von dem wenigen, was über die Blattbasen von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* schon mitgeteilt ist und von der unten zu behandelnden Blattepidermisstruktur absehen, so läßt uns das bisher von oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen vorliegende Material, was die Blattanatomie betrifft, vollständig im Stich. Vergeblich habe ich viele Jahre in Museen verschiedener Art nach hierzu geeignetem Material geforscht. Das Fehlschlagen dieser Bemühungen ist um so bedauerlicher, als dadurch ein Vergleich mit den Pityaceen (GORDON 1934—1935, p. 291) und Cordaiten sowohl als auch mit der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 8) in bezug auf den inneren Bau der Blätter nicht möglich ist.

In diesem Zusammenhang ist aber die Tatsache interessant, daß die *Ullmannia*-Blätter nur ein kollaterales Leitbündel besitzen, obwohl sie recht breit sind. Ihre Epidermis zeigt an beiden Blattseiten wie bei *Ernestiodendron filiciforme* parallele Längsreihen von Spaltöffnungen statt Spaltöffnungstreifen (vgl. GOTHAN u. NAGALHARD 1922, pp. 444, 446). Diese Umstände sprechen dafür, daß die schmälere Laubblätter von *Ernestiodendron* auch einaderig waren, was ich schon aus anderen Gründen angenommen habe.

Gewisse *Ullmannia*-Blätter zeichnen sich sonst durch die kräftige Entwicklung des Transfusionsgewebes zu beiden Seiten des Leitbündels und durch das Vorhandensein von parallelen hypodermalen Stereomsträngen aus, welche letztere zwischen den Spaltöffnungsreihen auftreten und sowohl in Ausbildung als auch in Verteilung an die entsprechenden Stränge gewisser Cordaitenblätter erinnern. Da derartige Sklerenchymstränge nicht selten an inkohlten Blattabdrücken eine Längsstreifung verursachen, liegt es nahe zu vermuten, daß z. B. die in Abb. 21, Taf. CLXIII/CLXIV, bei einem Gabelblatt von *Lecrosia Gouldii* zu beobachtende Streifung der Blattfläche einen ähnlichen Grund hat. Im Grad der Ausbildung des hypodermalen Sklerenchyms können die

ältesten Koniferen etwa in ähnlicher Weise wie die *Cordaitales* und *Ullmannia*-Arten variiert haben, obwohl nichts Bestimmtes darüber bekannt ist.

Beiläufig sei hier an einen eigentümlichen, von SCOTT (1930, p. 333) beschriebenen, beblätterten Sproß aus den Lower-Coal-Measures von Lancashire, England, erinnert, der *Cladites bracteatus* SCOTT genannt und als entweder mit den *Cordaitales* oder auch mit den paläozoischen Koniferen verwandt betrachtet wurde. Meines Erachtens kann über seine systematische Stellung nur gesagt werden, daß es sich um einen Gymnospermenrest handelt. Die Blattspurverhältnisse stehen aber unter den paläozoischen Gymnospermen, wie SCOTT (loc. cit., p. 344) bemerkt, ganz vereinzelt da, und in der Blattanatomie ist weder mit den Cordaiten noch mit der einzigen in dieser Hinsicht eingehender bekannten paläozoischen Koniferengattung, *Ullmannia*, irgendwelche Ähnlichkeit vorhanden. Das mediane Blattbündel von *Cladites* (SCOTT loc. cit., p. 339) erinnert zwar in hohem Grade an die Blattspurstränge von *Pitys* in ihrem Verlauf durch die Rinde (GORDON 1934—1935, p. 289), in anderer Hinsicht aber weicht auch diese Gattung von *Cladites* deutlich ab.

#### Epidermisstruktur.

Während also der innere Bau der Laubblätter bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen noch fast völlig unbekannt ist, sind wir nunmehr über ihre Epidermisstruktur recht gut unterrichtet. Das hängt mit der außerordentlich großen Resistenz der kutinisierten Außenschichten der Blätter in inkohltem Material zusammen, die in zahlreichen Fällen eine eingehende mikroskopische Untersuchung der Epidermis ermöglicht hat. Die ältesten Koniferen waren zuvor auch in dieser Hinsicht fast völlig unerforscht. Jetzt kennen wir aber die Epidermisstruktur der Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung mehr oder weniger vollständig bei nicht weniger als 14 *Lebachia*-Arten nebst *Ernestiodendron filiciforme* (mit var. *gracile*), *Paranocladus Dusenii* und *Buriadia heterophylla*.

Die sog. Blattkutikulen zeigen eine Reihe struktureller Eigentümlichkeiten, welche, wie JURASKY (1934 bis 1935, I, p. 392) bemerkt, einerseits durch die morphologischen Verhältnisse der Epidermis hervorgebracht und bedingt werden, andererseits in der spezifischen Eigenart der Kutikula selbst begründet sind. JURASKY unterscheidet demnach epikutikuläre und idiokutikuläre Strukturen. Jene widerspiegeln den anatomischen Aufbau der Epidermis, so weit er an deren Oberfläche zum Ausdruck kommt, und umfaßt epidermale Umrißfiguren, Spaltöffnungsapparate, Trichome, Tüpfelung der Zellwände u. dgl., während die idiokutikulären Strukturen — körnige oder warzige Oberfläche, Kutikularfalten u. dgl. — weitgehende Unabhängigkeit von der Gestaltung der Epidermis zeigen und morphologisch mehr oder weniger Eigengebilde der Kutikula darstellen. Da auffallende Strukturen der letztgenannten Art bei den Koniferen im allgemeinen und auch bei den ältesten Formen fehlen, spreche ich in der vorliegenden wie in meinen früheren entsprechenden Arbeiten durchwegs von Epidermisstruktur, womit also in jedem Falle die Gesamtheit der epikutikulären Strukturen im Sinne von JURASKY gemeint ist.

Wie ich selbst (FLORIN 1931), JURASKY (loc. cit.) u. a. hervorgehoben haben, bezweckt die Untersuchung der kutinisierten Außenschichten der Gymnospermen-Laubblätter nicht nur eine durch reine Deskription der Epidermis vervollständigte Kenntnis dieser Blätter. Vielmehr ist das vergleichende Studium der Epidermisstruktur ein wichtiges Hilfsmittel zur exakten Bestimmung der betreffenden fossilen Formen, ferner zur Aufklärung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse, sowie ihrer systematischen Stellung und Gliederung. Wie auch JURASKY schreibt, erweitert die Kutikularuntersuchung durch Hinzufügen eines neuen, von den äußeren Formen und ihrer Erhaltung weitgehend unabhängigen Merkmalskomplexes den Kreis der für die Bearbeitung erfaßbaren

Pflanzenreste, wodurch die Bestimmungen gesicherter sind und die wissenschaftliche Bedeutung des inkohlten Materials an fossilen Pflanzenresten erhöht wird. Von Interesse ist in diesem Zusammenhang, daß die oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen dank neuerer Untersuchungen sowohl mit den Cordaiten als auch mit den oberpermischen und gewissen triassischen Koniferen in bezug auf die Epidermisstruktur der Laubblätter verglichen werden können.

In meiner Abhandlung vom Jahre 1931 wurde zum ersten Male eine Grundlage für die Bearbeitung von fossilem inkohltem, vegetativen Material der *Coniferales* und *Taxales* durch eine monographische Behandlung der Epidermisstruktur der rezenten Vertreter der Klassen geschaffen. Da die dabei erzielten Ergebnisse über die Verwendbarkeit der Epidermisstruktur bei der Auswertung des von den ältesten Koniferen vorliegenden Untersuchungsmaterials eine große Rolle spielen, seien einige der wichtigsten von ihnen hier kurz rekapituliert.

Folgende Merkmale kommen in Frage:

Form, Größe und Anordnung der Epidermiszellen auf der Unter- und Oberseite der Laubblätter; Dicke, Perforation und sonstige Beschaffenheit der Außen- und Antiklinalwände;

Verteilung und Dichte der Spaltöffnungsapparate;

Orientierung ihrer Spalten im Verhältnis zur Längsrichtung der Blätter;

Bau der Spaltöffnungsapparate: Form, Größe, Anzahl und Anordnung der Nachbarzellen sowie Dicke, Perforation und sonstige Beschaffenheit der Außen- und Antiklinalwände der letzteren; Grad der Einsenkung der Schließzellen; Form der äußeren Atemhöhle;

Vorhandensein bzw. Fehlen von Haaren, Randzähnen, Papillen, Kristallen und dergleichen.

Meine Untersuchung über die Variabilität der Blattepidermisstruktur innerhalb des Koniferen-Individuums (FLORIN 1931, p. 142 ff.) führte zur Aufstellung nachstehender Sätze:

„Die Epidermisstruktur der ausgewachsenen Blätter zeigt im allgemeinen habituelle Übereinstimmung innerhalb des Individuums. Diese Übereinstimmung ist um so größer, je einheitlicher die Blätter in ihrer Form, Größe, Lage und Richtung sind.

Entwicklungsmodus und fertiger Bau der Spaltöffnungsapparate sind in ihren Hauptzügen von Form, Größe, Lage und Richtung der Blätter unabhängig; sie stellen daher die am meisten charakteristischen Züge der Epidermis dar.

Die fertig ausgebildeten Spaltöffnungsapparate der Blätter eines Individuums oder eines jeden Blattes desselben Individuums sind aber mit Rücksicht auf Anzahl und Form der Neben- und Kranzzellen (wenn vorhanden) nicht ganz identisch gebaut. Die individuelle Veränderlichkeit der Oberflächenbilder ist als zufällige Gestaltung eines Typus aufzufassen, die von der innerhalb gewisser Grenzen wechselnden Anordnung der benachbarten Epidermiszellen abhängig ist.

Die übrigen Epidermismerkmale variieren innerhalb gewisser Grenzen vorzugsweise im Zusammenhang mit Veränderungen in Form, Größe, Lage und Richtung der Blätter.

Die die Epidermis eines gewissen Blattes bezeichnenden Merkmale werden bei all denjenigen Blättern desselben Individuums wiedergefunden, die dieselbe Form, Größe, Lage und Richtung aufzuweisen haben. Die Form, Größe, Lage, Richtung und Epidermisstruktur des Blattes bilden daher einen Merkmalskomplex, der in bestimmter und für das Individuum charakteristischer Weise variiert.

Die Epidermisstruktur ist im allgemeinen, ausgenommen bei Schuppenblättern, in der mittleren Partie des Blattes bzw. der Spaltöffnungsstreifen ... wegen der hier vorhandenen günstigeren Raumverhältnisse am charakteristischsten ausgebildet. Zu Vergleichszwecken kommen daher Spitze und Basis erst in zweiter Linie in Betracht.“

Die Frage, ob äußere Wachstumsbedingungen Unterschiede in der Blattepidermisstruktur desselben Individuums hervorrufen können, wurde dann nach eingehender Erörterung beantwortet (p. 194):

„Die Blätter der Koniferen sind hinsichtlich ihrer Epidermisstruktur von den Außenbedingungen in hohem Grade unabhängig. Unter bestimmten inneren Bedingungen entstehen unabhängig von den Außeneinflüssen bestimmte Merkmale, lediglich nach Maßgabe der spezifischen Organisation der Pflanze.



Bei Formen mit drehbarem stielartigen Grunde hängt die Richtung des Blattes im Verhältnis zur Achse und zum Lichte mit seinem anatomischen Bau (der Verteilung der Spaltöffnungsapparate) zusammen. Hypostomatische Blätter an orthotropen Sprossen sind horizontal gespreizt; amphistomatische Blätter sind gewöhnlich mehr oder weniger schief gerichtet; epistomatische endlich stehen aufrecht und sind der Achse mehr oder weniger angedrückt. An plagiotropen Seitensprossen treten besonders bei Formen mit hypostomatischen bzw. epistomatischen Blättern meistens Drehungen und Krümmungen ein, um die spaltöffnungsfreie Blattseite dem Lichte zuzukehren. Wenn dies bei hypo- bzw. epistomatischen Formen nicht möglich ist, wird das Blatt in seiner Entwicklung gehemmt ..., oder die Zweige hängen herab ...

Bei Formen mit nicht drehbaren Blättern können diese epistomatisch, amphistomatisch sowohl als auch, obwohl selten, hypostomatisch sein. ... Die Verteilung der Spaltöffnungsapparate wird demnach auch bei solchen Blättern wenig oder gar nicht von den Lichtverhältnissen beeinflusst.

Die Außenbedingungen können zwar indirekt, wohl infolge von Ernährungsstörungen, die von den ersteren verursacht werden, das Wiederauftreten von früheren ontogenetischen Stadien in der Blatt- und Epidermisentwicklung hervorrufen. Die Oberflächenstruktur der Epidermis (in Kutikularpräparaten) wird aber dadurch in den meisten Fällen nur quantitativ, und zwar verhältnismäßig wenig (vorzugsweise hinsichtlich der Dicke der Außenwände, der Größe der Zellen und der Zahl der Spaltöffnungen je Flächeneinheit) beeinflusst. Neuartige Strukturen entstehen nicht.

Bei gewissen Cupressaceen übt das Licht bei Blättern der dorsiventralen Seitenzweige eine hemmende Wirkung auf die Verteilung der Spaltöffnungen bis auf vollständige Unterdrückung von ganzen Spaltöffnungsgruppen oder -feldern mit ihrem besonderen histologischen Aufbau aus. Es können aber keine solchen Spaltöffnungsgruppen an Stellen entwickelt werden, die in der Organisation des Blattes nicht vorgezeichnet sind. Also wiederum keine Entstehung neuer Strukturen, keine Verlagerungen von Epidermisbezirken.

In dem untersuchten Falle von Entfaltungsdrehung bei Blättern wird die Epidermisstruktur von den Lichtverhältnissen nicht merkbar beeinflusst. Die Ausbildung des Assimilationsgewebes ist in weit höherem Grade von ihnen abhängig als die Flächenstruktur der Epidermis."

Obwohl sich nicht leugnen läßt, daß die Größe der Epidermiszellen ein erblich bedingtes Merkmal darstellt (vgl. FLORIN 1931, p. 197) und an homologen Teilen einen bestimmten, nicht nur für das Individuum, sondern auch für die Art oder Individuengruppe charakteristischen Durchschnittswert zeigt (LINSBAUER 1930, p. 6), spielen jedoch Bestimmungen von Zellgröße, Frequenz der Trichome, Spaltöffnungen usw. und Spaltöffnungsindex wegen ihrer Variabilität eine relativ untergeordnete Rolle bei der Untersuchung von Epidermisstrukturen zu systematischem Zwecke.

Was ferner die Variabilität der Blattepidermismerkmale innerhalb der einzelnen Arten der *Coniferales* und *Taxales* betrifft, so hat es sich gezeigt, daß diese nicht wesentlich größer ist als innerhalb des Individuums. Besonders konstant sind die Spaltöffnungsapparate. Etwas stärkere Unterschiede als bei dem einzelnen Individuum können z. B. hinsichtlich der Dicke der kutinisierten Außenschichten, der Papillosität, der durchschnittlichen Länge und Breite der Epidermiszellen, der Einsenkung der Schließzellen an den Spaltöffnungsapparaten, der Anzahl der Längsreihen von Stomata je Spaltöffnungsstreifen bzw. Blattseite, der durchschnittlichen Entfernung dieser Längsreihen voneinander sowie der Breite der Spaltöffnungsstreifen und der spaltöffnungsfreien Zonen auftreten. In ihren Grundzügen stimmen aber die Epidermismerkmale verschiedener Individuengruppen innerhalb der Art, auch wenn diese geographisch voneinander isoliert sind, auffallend überein.

Die monographische Untersuchung über die Variabilität der Epidermisstruktur der Laubblätter bzw. blattartigen Assimilationsorgane innerhalb der rezenten Gattungen (FLORIN 1931, p. 458) zeigte dagegen, daß sich nicht alle gleich oder ähnlich verhalten. Wenn man von den monotypischen Gattungen absieht, zeigen manche in ihrer äußeren Morphologie und Epidermisstruktur der Blätter sich auffallend einheitlich, während andere ziemlich variabel sind.

„Auch innerhalb anscheinend sehr natürlicher Gattungen ist aber eine gewisse Variabilität in den epidermalen Merkmalen festzustellen. Es kann sich dabei um Merkmale handeln, die kleineren Artengruppen gemeinsam sind, oder sie haben nur den

Wert von Artunterschieden. Solche Kennzeichen gibt es mehrere. Die Unterschiede treten aber keineswegs alle innerhalb jeder Gattung auf. Vielmehr verhalten sich die Gattungen etwas verschieden: bei einigen sind nur ganz wenige Merkmale überhaupt nennenswert variabel, bei anderen ist deren Anzahl größer. Letzteres trifft natürlich besonders für die größeren Gattungen zu. Epidermismerkmale dieser Art sind die folgenden:

- a) Kleinere Schwankungen in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate auf Unter- und Oberseite der Blätter oder blattartigen Assimilationsorgane;
- b) Breite der Spaltöffnungsstreifen und Anzahl der in ihnen enthaltenen Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten;
- c) Grad der Vereinigung der Spaltöffnungsstreifen im apikalen Teil des Blattes;
- d) durchschnittliche Anzahl der Nebenzellen (besonders der lateralen) der Spaltöffnungsapparate;
- e) Dichte und Orientierung der Spaltöffnungsapparate innerhalb der Spaltöffnungsstreifen oder -gruppen;
- f) Grad der Einsenkung der Schließzellen;
- g) Aussehen der lateralen Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate im Querschnitt;
- h) Frequenz der äußeren Kranzzellen der Spaltöffnungsapparate;
- i) Größe und Anordnung der Epidermiszellen außerhalb der Spaltöffnungsstreifen;
- j) Vorkommen und Verteilung von papillös vorgewölbten Epidermiszellen;
- k) Grad der Rippung der Antiklinalwände;
- l) Vorkommen und Verteilung der größeren Kalziumoxalatkristalle;
- m) Beschaffenheit der Blattränder und -kanten;
- n) Dicke der kutinisierten Außenschichten.“

Was aber diejenigen Gattungen betrifft, die hinsichtlich der generativen Merkmale uneinheitlich sind, so liegen die Verhältnisse zum Teil anders, da innerhalb derselben jede außer solchen kleinen Differenzen, wie sie oben erwähnt wurden, auch mehr oder weniger beträchtliche Unterschiede in den Epidermismerkmalen zeigt, die parallel mit Unterschieden in den generativen Merkmalen auftreten.

Zusammenfassend habe ich mich (FLORIN loc. cit., p. 464) in diesem Zusammenhang folgendermaßen geäußert:

„Aus dem Angeführten geht hervor, daß der von der äußeren Morphologie und der Epidermisstruktur gebildete Merkmalskomplex bei den rezenten Koniferen systematisch von großer Bedeutung ist. Er zeigt ein Verhalten, das im auffallenden Grade mit demjenigen des von den generativen Merkmalen gebildeten Merkmalskomplexes übereinstimmt. Wenn dieser innerhalb einer Gattung keine wesentlichen Veränderungen erleidet, gilt dies in fast demselben Grade von jenem, und wenn der generative Komplex heterogen ist, so sind auch beträchtliche Differenzen in dem betreffenden vegetativen festzustellen. Dieser ist offenbar dazu gut geeignet, bei der Prüfung natürlicher Umgrenzungen der auf Grund von anderen, meistens generativen Merkmalen aufgestellten Gattungen, Untergattungen und Sektionen herangezogen zu werden. Er kann in vielen Fällen mit großem Vorteile zur Charakterisierung von solchen kleineren Artengruppen benutzt werden, die den Wert von Untergattungen, Sektionen und Subsektionen haben.“

Aus den dann folgenden Erörterungen über die äußere Morphologie und die Epidermisstruktur der Assimilationsorgane als Merkmalskomplex im Lichte der verwandtschaftlichen Beziehungen der rezenten Gattungen der *Coniferales* und *Taxales* konnte ich folgende für die Systematik wichtige Schlüsse ziehen (FLORIN loc. cit., p. 496):

„A. Der von der äußeren Morphologie und Epidermisstruktur mit besonderer Berücksichtigung des Baues der Spaltöffnungsapparate gebildete Merkmalskomplex ist wohl geeignet, für die Charakterisierung von natürlichen Artengruppen generischen Wertes in Anspruch genommen zu werden.

B. In diesem Merkmalskomplex widerspiegeln sich in gewissem Grade die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen, so daß nahe miteinander verwandte Gattungen eine mehr oder weniger übereinstimmende Morphologie und Epidermisstruktur besitzen, wobei dem Bau der Spaltöffnungsapparate eine größere systematische Bedeutung zuzuerkennen ist als irgend einem in der Epidermisstruktur enthaltenen anderen Merkmal.

Andererseits zeigen zwei nicht näher verwandte Gattungen eine mehr oder weniger stark differierende Blattform und besondere Epidermisstruktur der Folgeblätter.

C. Weder der betreffende Merkmalskomplex als Ganzes noch ein einzelnes darin enthaltenes Merkmal ist jedoch allein zur Charakterisierung von Unterfamilien oder Familien verwendbar. Dieser Nachteil wird aber von allen übrigen in Betracht kommenden morphologischen Merkmalskomplexen geteilt. Die Verwandtschaftsverhältnisse der in den Blattmerkmalen weiter voneinander differierenden Gattungen können höchstens nur nach Berücksichtigung mehrerer solcher Komplexe beurteilt werden, ja bieten auch dann oft genug wegen der isolierten Stellung der Typen fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Unter den rezenten Koniferen haben wir es nämlich in vielen Fällen mit Endgliedern von Entwicklungsreihen zu tun, die seit langen Zeiträumen getrennt gelaufen sind.“

Die Spaltöffnungsapparate stellen die charakteristischsten Elemente der Blattepidermisstruktur dar und sind als eines der wichtigsten phyletischen Merkmale überhaupt zu bezeichnen. Ein Überblick über ihren Bau bei den gesamten rezenten und fossilen Gymnospermengruppen (FLORIN loc. cit., p. 515; vgl. FLORIN 1933a, p. 19, und 1933b, p. 14) hat gelehrt, daß entwicklungsgeschichtlich zwei Haupttypen von Spaltöffnungsapparaten zu unterscheiden sind:

1. ein ursprünglicher, als haplocheil zu bezeichnender Haupttypus, der dadurch charakterisiert ist, daß die Urmutterzelle unmittelbar als Schließzelmutterzelle fungiert und sich durch eine Längswand in zwei Schließzellen teilt; die lateralen Nebenzellen stellen benachbarte, mit der Schließzelmutterzelle gleichwertige, perigene Epidermiszellen dar und werden von solchen erzeugt;

2. ein fortgeschrittener, als syndetocheil zu bezeichnender Haupttypus, der dadurch ausgezeichnet ist, daß die Urmutterzelle normal sich zunächst zweimal teilt, die mittlere von den so entstandenen Zellen als Schließzelmutterzelle fungiert und durch das Auftreten einer Längswand in zwei Schließzellen zerlegt wird; die lateralen Nachbarzellen gehören somit entwicklungsgeschichtlich der Urmutterzelle an — sie sind mesogen — und fungieren entweder direkt als Nebenzellen, oder solche werden von ihnen durch je eine Längswand abgeschnitten.

Die Koniferen haben durchgehends haplocheile Spaltöffnungsapparate und folglich perigene Neben- und Kranzzellen. Innerhalb dieser Klasse kann man ferner folgende Typen von haplocheilen Spaltöffnungsapparaten unterscheiden (FLORIN 1931, p. 138):

den amphizyklischen Typus (oder den di- bis trizyklischen Typus), der dadurch charakterisiert ist, daß die perigenen Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates erst durch (ein- bis zweimalige) Teilung der Nachbarzelmutterzellen gebildet werden, und daß im fertigen Zustande zwei histologisch verschiedene Kategorien von Zellwirteln die Schließzellen umgeben; und

den monozyklischen Typus, der durch die stets eintretende direkte Umwandlung der Nachbarzelmutterzellen in Nebenzellen ausgezeichnet ist: die Schließzellen werden also hier von einem einzigen Wirtel von Nachbarzellen umgeben.

Innerhalb des amphizyklischen Typus kommen außerdem eine Anzahl von Varianten vor, die in einer der oben zitierten Arbeiten (FLORIN 1931, p. 40) näher angegeben sind.

Wir gehen so zur Charakterisierung der Blattepidermisstruktur bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen über und beschränken uns dabei hauptsächlich auf die in dieser Hinsicht am vollständigsten bekannten Laubblätter der Seitenzweige letzter Ordnung.

Wenn die Gesamtheit der Epidermismerkmale zusammen mit der äußeren Morphologie der betreffenden Laubblätter betrachtet werden, sind, soweit bisher bekannt, vier Gattungstypen zu unterscheiden, nämlich einerseits die *Lebachia*-, *Paranocladus*- und *Buriadia*-Typen, andererseits der *Ernestiodendron*-Typus.

Der *Lebachia*-Typus ist hinsichtlich der Blattepidermisstruktur in Kürze folgendermaßen zu charakterisieren (vgl. die vorliegende Arbeit S. 23):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Blattunterseite mit zwei kurzen oder bis etwa halbwegs zur Spitze reichenden, weit voneinander getrennten, mehr oder weniger papillösen Spaltöffnungsgruppen oder -streifen, die aus mehr oder weniger unregelmäßig angeordneten, aber meist längsgerichteten Spaltöffnungsapparaten gebildet sind. Blattoberseite mit zwei von der Basis bis weit nach der Blattspitze zu reichenden, getrennt verlaufenden oder ausnahmsweise an der Spitze eine kurze Strecke vereinigten, mehr oder weniger papillösen Spaltöffnungsstreifen, die gleichfalls aus unregelmäßig angeordneten, aber meist längsgerichteten Spaltöffnungsapparaten bestehen. Blattrand meist mit kleinen, im basalen Teil des Blattes häufig haarähnlich ausgezogenen Zähnen, ausnahmsweise eben.

Spaltöffnungsapparate von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, meist mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 4—10, in der Regel zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Benachbarte Apparate nicht selten mit teilweise gemeinsamen Nebenzellen. Schließzellen eingesenkt und sehr schwach kutinisiert, Kutikularpapillen einzeln je Zelle außer in den Spaltöffnungsstreifen und -gruppen auch in wechselnder Verteilung und Frequenz auf der Oberseite auftretend (auf der Unterseite außerhalb der Spaltöffnungsgruppen selten). Einzellige Haare auf beiden Blattseiten vorhanden, auf der Unterseite meist reichlicher und dichter gestellt als auf der Oberseite. Epidermiszellen mit geraden und ebenen Antiklinalwänden.“

Die Epidermisstruktur der Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung von *Lebachia* bildet einen gut ausgeprägten, im großen ganzen sehr einheitlichen Merkmalskomplex. Eine gewisse Variabilität in den einzelnen Merkmalen ist zwar vorhanden, aber diese entspricht dem Grade nach genau derjenigen, die ich innerhalb natürlicher Artengruppen generischen Wertes von rezenten Koniferen und *Taxales* festgestellt habe (FLORIN 1931).

So zeigt die Blattunterseite entweder zwei schmale, fast linealische, höchstens etwa halbwegs zur Blattspitze reichende basale Spaltöffnungsstreifen [bei *Lebachia piniformis*, *angustifolia*, *laxifolia* (jeder Streifen basalwärts in einzelne Längsgruppen aufgelöst), *speciosa* und *mucronata*], oder auch bei stärkerer Differenzierung in der Ausbildung der ober- und unterseitigen Epidermis nur zwei kurze kleine Spaltöffnungsgruppen [bei *L. parvifolia* (Gruppen mehr oder weniger in Einzelreihen aufgelöst), *Goeppertiana*, *mitis*, *intermedia*, *frondosa* (var. *Zeilleri*), *americana* und *hypnoides*]. Übergänge zwischen diesen Extremen finden sich bei *L. laxifolia*, *speciosa* und *mucronata*. Ferner verlaufen die oberseitigen Spaltöffnungsstreifen entweder ihrer ganzen Länge nach deutlich voneinander getrennt (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *angustifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *speciosa*, *mucronata*, *intermedia*, *americana* und *hypnoides*), oder sie sind in der Blattspitze miteinander vereinigt (bei *L. laxifolia* und *frondosa* var. *Zeilleri*; einen Übergang bildet *L. frondosa*). Bei fast sämtlichen daraufhin untersuchten Arten haben hier und da benachbarte Spaltöffnungsapparate in den oberseitigen Spaltöffnungsstreifen paarweise zum Teil gemeinsame Nebenzellen (Textabb. 19 und 20). *Lebachia Goeppertiana* scheint aber, soweit bekannt, eine Ausnahme zu bilden. Abortierte Spaltöffnungsapparate (Textabb. 21 b und c) treten bei gewissen Arten dann und wann oberseits in der medianen Längszone, d. h. zwischen den Spaltöffnungsstreifen auf, nämlich bei *L. piniformis*, *angustifolia*, *intermedia* (hier ausnahmsweise auch in den marginalen oberseitigen Längszonen) und *hypnoides*, während solche bei anderen Arten anscheinend ganz fehlen (bei *L. parvifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *laxifolia*, *speciosa*, *mucronata*, *frondosa* und *americana*). Die Spaltöffnungsapparate sind bei mehreren Arten durchgehends monozyklisch gebaut (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *mitis*, *speciosa*, *mucronata*, *frondosa*, *Hirmeri* und *americana*). Andere zeigen dagegen monozyklische und unvollständig amphizyklische (dizyklische) Spaltöffnungsapparate nebeneinander in jedem Spaltöffnungsstreifen, oder die amphizyklischen sind auf die Blattunterseite beschränkt (*L. angustifolia*, *Goeppertiana*, *laxifolia*, *intermedia* und *hypnoides*).



In bezug auf die Anzahl der zu jedem Spaltöffnungsapparat gehörenden perigenen Nebenzellen sind etwa gleich starke Schwankungen bei den allermeisten daraufhin untersuchten Arten festgestellt:

<i>Lebachia piniformis</i>	5—9	<i>Lebachia mucronata</i>	4—7
„ <i>parvifolia</i>	6—8	„ <i>intermedia</i>	5—8
„ <i>angustifolia</i>	5—8	„ <i>frondosa</i>	5—8
„ <i>Goeppertiana</i>	4—6 (—?)	„ <i>Hirmeri</i>	etwa 6
„ <i>mitis</i>	6—8	„ <i>americana</i>	5—8
„ <i>laxifolia</i>	4—8	„ <i>hypnoides</i>	5—8

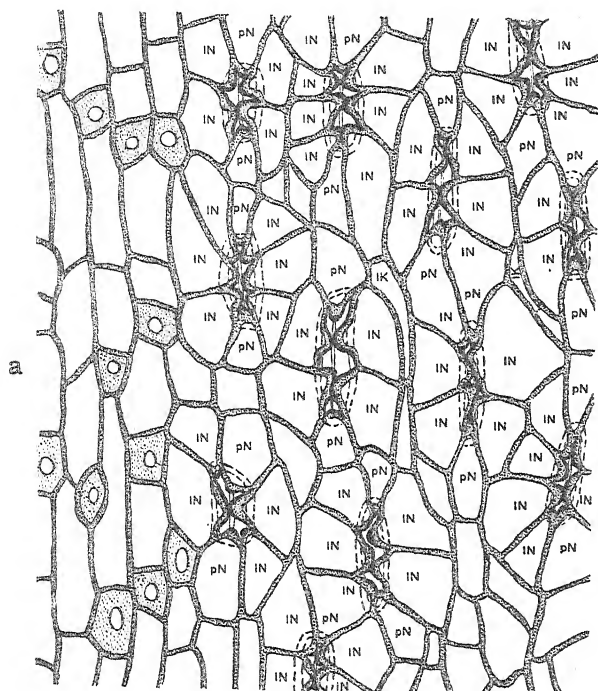
Eine Ausnahme bildet *Lebachia speciosa* mit 6—10(—11) Nebenzellen und auch durchschnittlich einer größeren Anzahl derartiger Zellen je Spaltöffnungsapparat als bei den übrigen Arten (Textabb. 19 b).

Was die Haarbassen (= Trichopodien nach JURASKY 1934—1935, I, p. 395) betrifft, so treten sie bei fast sämtlichen Arten überall außerhalb der Spaltöffnungsstreifen bzw. -gruppen auf. Sie sind in der Regel besonders auf der Unterseite reichlich und dicht angeordnet; auf der Oberseite sind sie reichlicher in den marginalen Längszonen als in der medianen. Diese Verteilung der Behaarung zeigen *Lebachia piniformis*, *parvifolia*, *angustifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *laxifolia*, *speciosa*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri* (Haarbassen bei den beiden letztgenannten Arten nur ziemlich spärlich auf der Blattoberseite vorhanden), *americana* und *hypnoides*. Demgegenüber zeichnet sich *L. mucronata* dadurch aus, daß die Haarbassen zwar, wie zuvor, auf der Blattunterseite, ausgenommen in den Spaltöffnungsstreifen oder -gruppen, reichlich vorhanden sind, aber auf der Oberseite nur gegen den Blattgrund zu in den stomatafreien Zonen vereinzelt auftreten.

Der Blattrand ist entweder eben (bei *Lebachia angustifolia*, *Goeppertiana* und *mitis*) oder auch meist mit kleinen, am Blattgrunde haarähnlich verlängerten Zähnen versehen (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *garnettensis*, *laxifolia*, *speciosa*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri*, *americana* und *hypnoides*). Besonders lange Randzähne am Blattgrunde sind bei *L. intermedia* (Taf. LXXVII/LXXVIII, Abb. 10), *L. frondosa* var. *Zeitleri* (Taf. LXXXV/LXXXVI, Abb. 5) und *L. hypnoides* (Taf. CIII/CIV, Abb. 17) beobachtet.

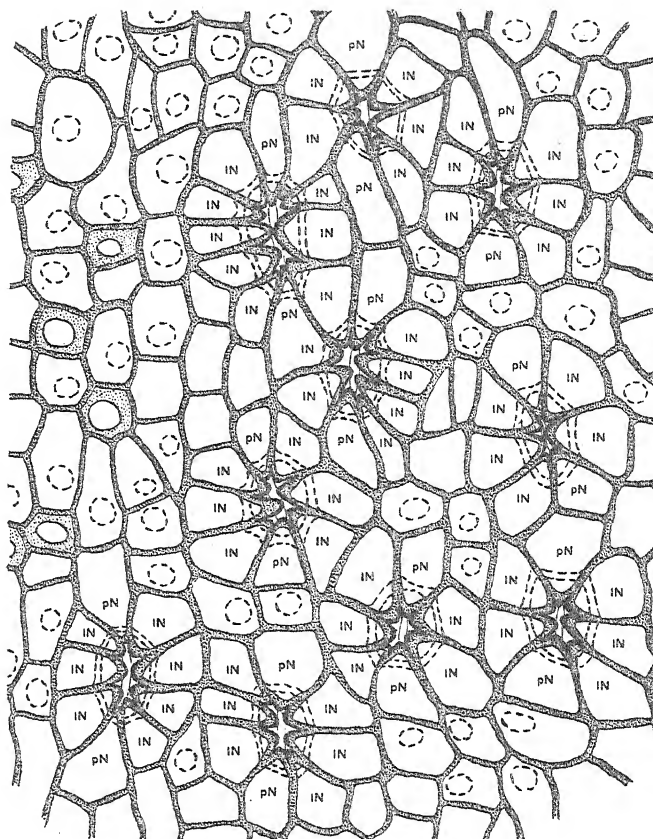
Stumpf-kegelförmige, meist mit „Scheitellinse“ versehene Kutikularpapillen treten bei den meisten Arten — außer auf den Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate und den sie umgebenden gewöhnlichen Epidermiszellen in den Spaltöffnungsstreifen bzw. -gruppen — auch in der medianen und den marginalen stomatafreien Längszonen auf der Blattoberseite von der Basis bis zur Spitze der Blätter reichlich auf (in ein paar Fällen sind sie in den marginalen Zonen deutlich kräftiger ausgebildet als sonst): *Lebachia piniformis*, *parvifolia*, *laxifolia*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri*, *americana* und *hypnoides*. Bei *L. mitis* und *speciosa* fehlen dagegen Kutikularpapillen in den marginalen oberseitigen Längszonen. Bei *L. angustifolia* zeigt nur die apikale Region der Blattoberseite Kutikularpapillen auf den zu Spaltöffnungsapparaten nicht gehörenden Epidermiszellen in den Spaltöffnungsstreifen und in den stomatafreien Zonen. *Lebachia Goeppertiana* endlich dürfte der Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate überhaupt entbehren. *L. parvifolia*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa* und *hypnoides* scheinen eine durchgehends etwas kräftigere Ausbildung der Kutikularpapillen als die übrigen Arten aufzuweisen. Nebenbei sei erwähnt, daß die Papillosität bisweilen stärker auf den Blättern der Achsen vorletzter Ordnung als auf denen der Zweiglein hervortritt, wie z. B. bei *L. laxifolia* und *frondosa*. Bei anderen Arten (z. B. *L. piniformis*) ist aber kein derartiger Unterschied bemerkbar.

Wenn außerdem erwähnt wird, daß kleinere Unterschiede in der Breite der oberseitigen Spaltöffnungsstreifen (die breitesten Streifen haben *L. laxifolia*, *speciosa* und *frondosa*) und in der Zellgröße vorkommen — *L. mucronata* und *americana* haben etwas größere Epidermiszellen außerhalb der Spaltöffnungsstreifen auf der Blattoberseite als die übrigen Arten —, so dürfte über die Variabilität der Epidermismerkmale inner-

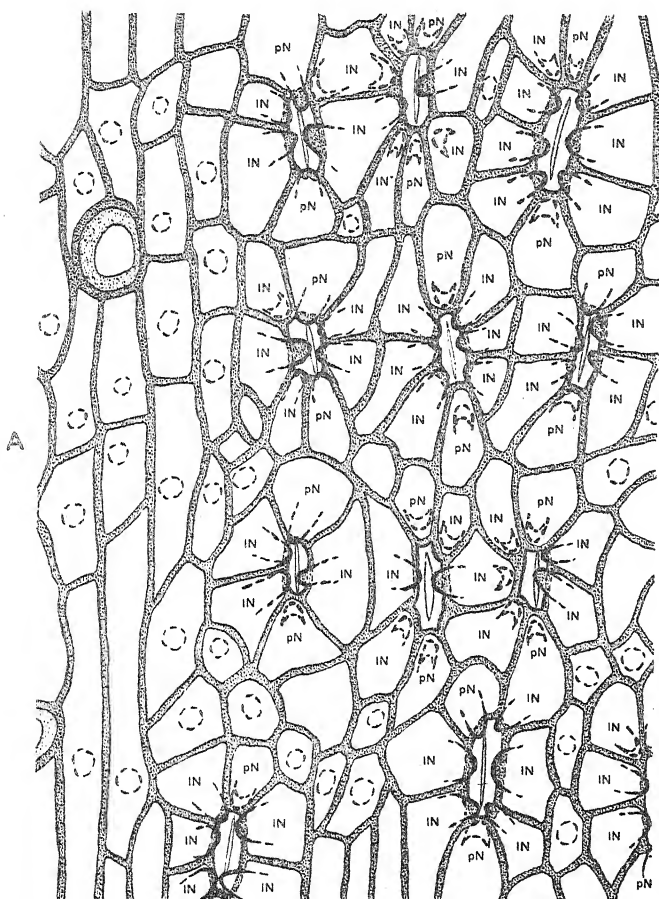


Textabb. 19. Randpartien von oberseitigen Spaltöffnungsstreifen auf Laubblättern der Seitenzweige letzter Ordnung von *Lebachia*-Arten, in Oberflächenansicht. — 400/1.

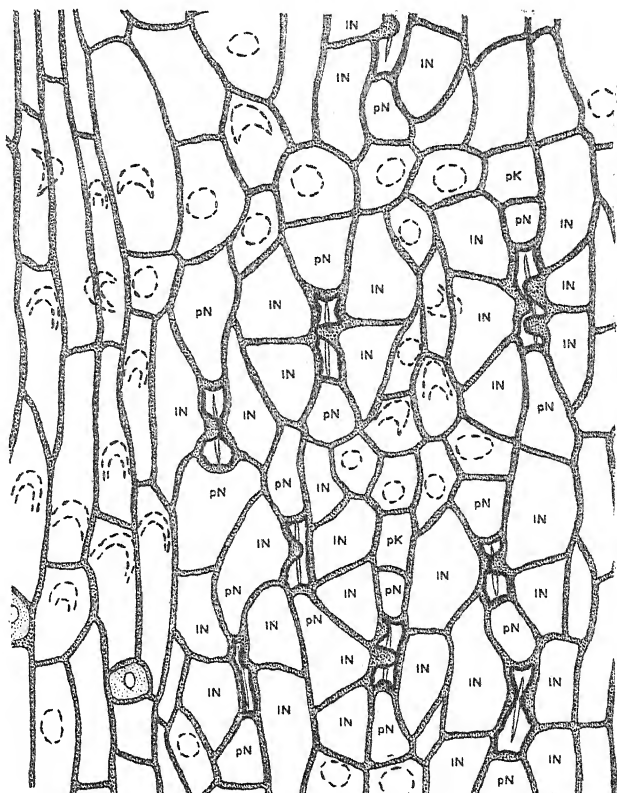
a. *Lebachia angustifolia* (vom Original zu Abb. 9, Taf. XXXIX/XL, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate im Streifen und Haarbasen außerhalb desselben.



b. *Lebachia speciosa* (vom Original zu Abb. 6, Taf. LXV/LXVI, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen, Haarbasen und Kutikularpapillen außerhalb desselben.



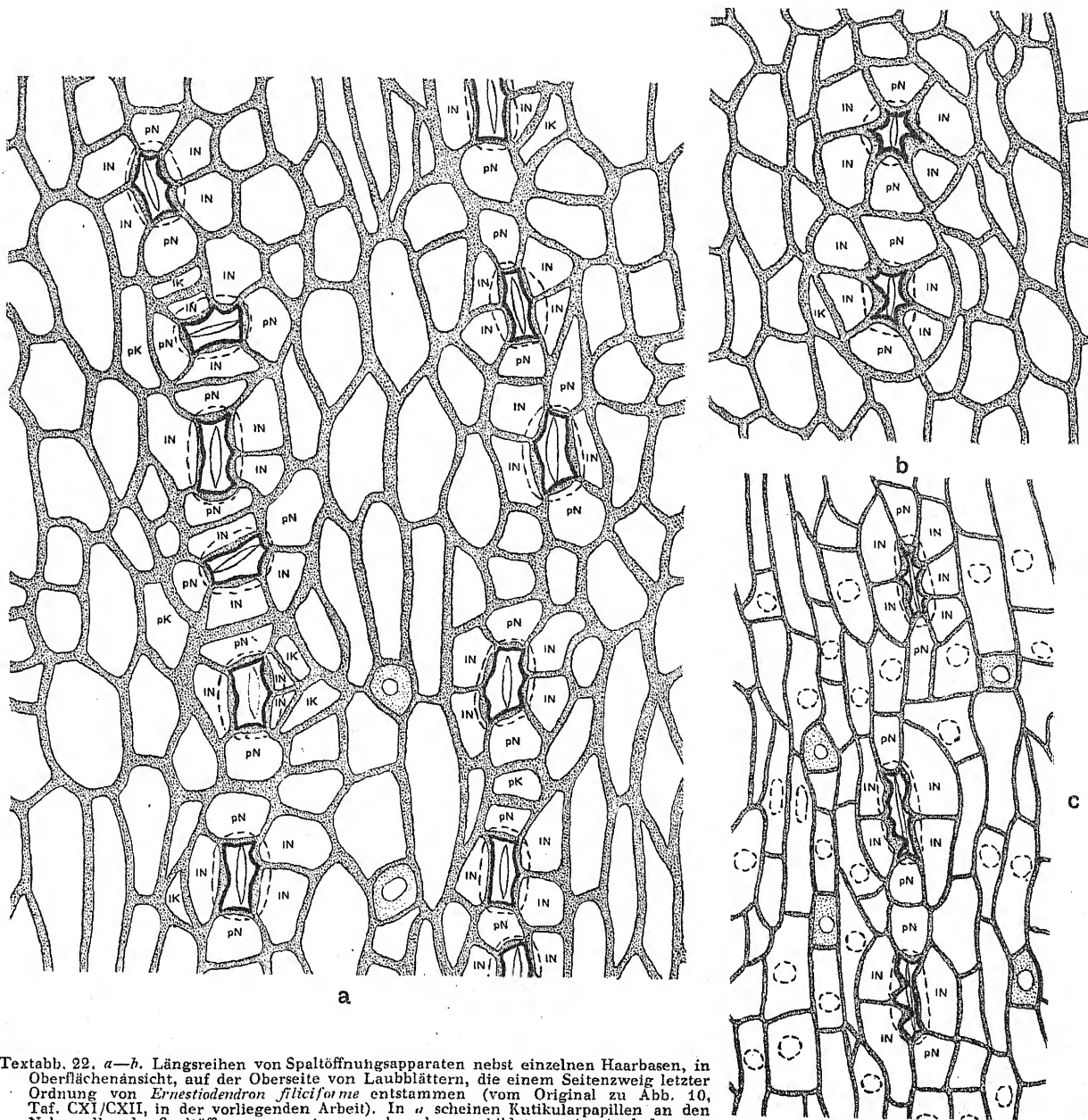
A. *Lebachia americana* (vom Original zu Abb. 22, Taf. XCVI/XCVII, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen, Haarbasis und Kutikularpapillen außerhalb desselben.



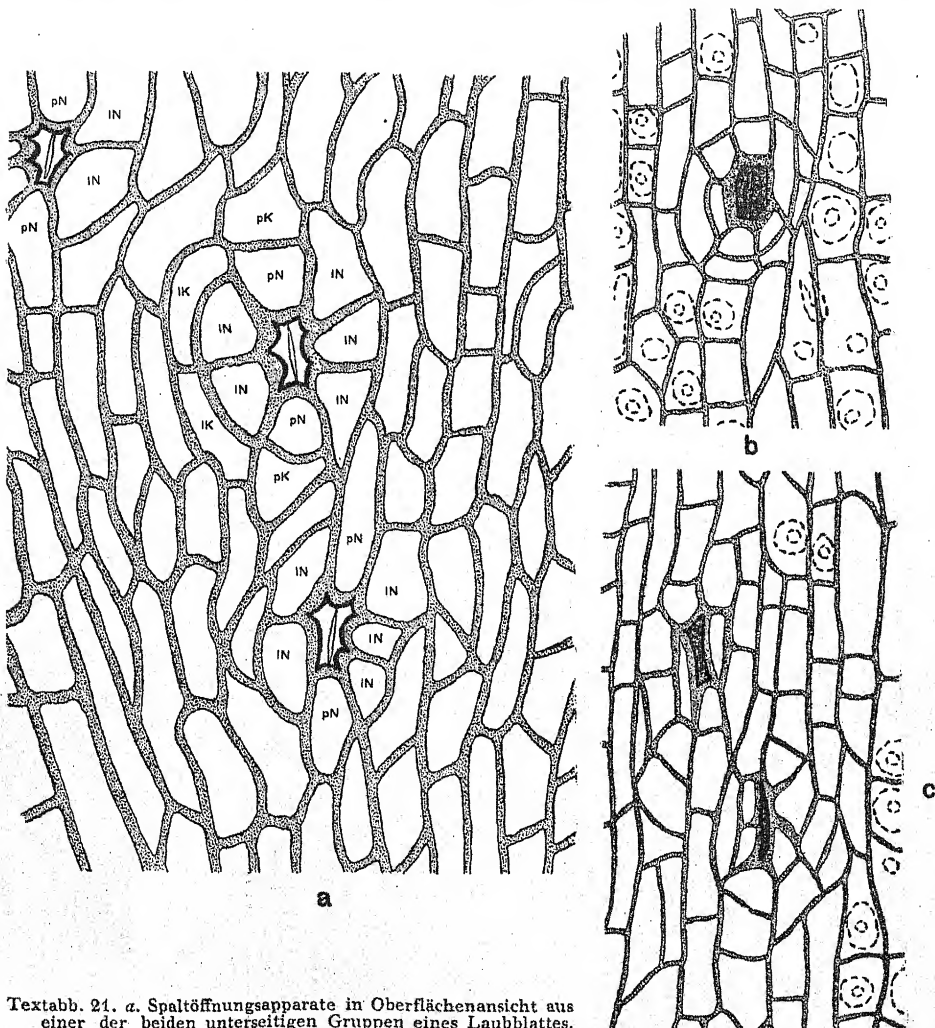
Textabb. 20. Randpartien von oberseitigen Spaltöffnungsstreifen auf Laubblättern der Seitenzweige letzter Ordnung von *Lebachia*-Arten, in Oberflächenansicht. — 400/1.

B. *Lebachia hypnoides* (vom Original zu Abb. 20, Taf. CI/CII, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen. Haarbasen und Kutikularpapillen außerhalb desselben.



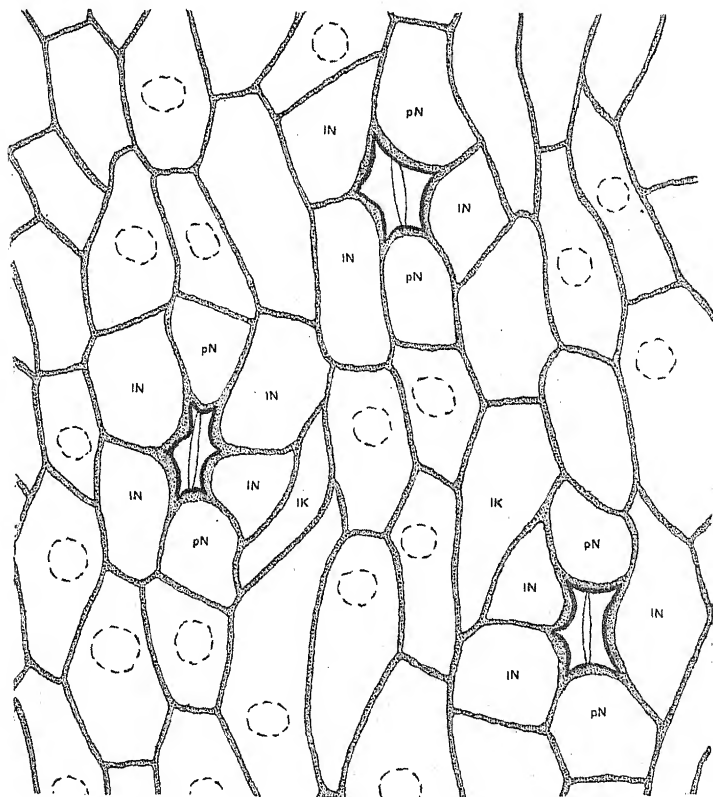


c. Spaltöffnungsapparate, Haarbasen und Kutikularpapillen, in Oberflächenansicht, auf der Oberseite eines Laubblattes, das einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Ernestiodendron filiciforme* var. *gracile* entstammt (vom Original zu Abb. 7, Taf. CXXV/CXXVI, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.

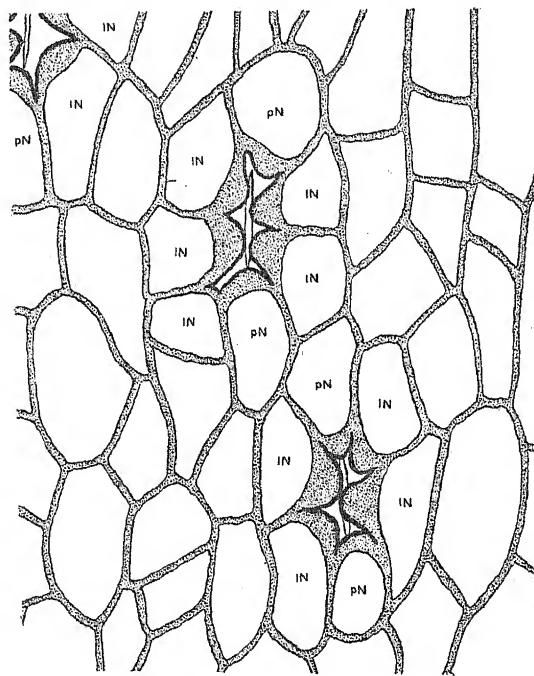


b-c. Abortierte Spaltöffnungsapparate, in Oberflächenansicht, nebst Kutikularpapillen aus der medianen oberseitigen Längszone von Laubblättern, die Seitenzweigen letzter Ordnung von *Lebachia filiformis* entstammen (vom Original zu Abb. 14, Taf. III/IV, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.

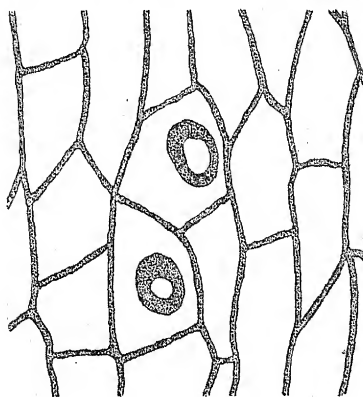




a



c

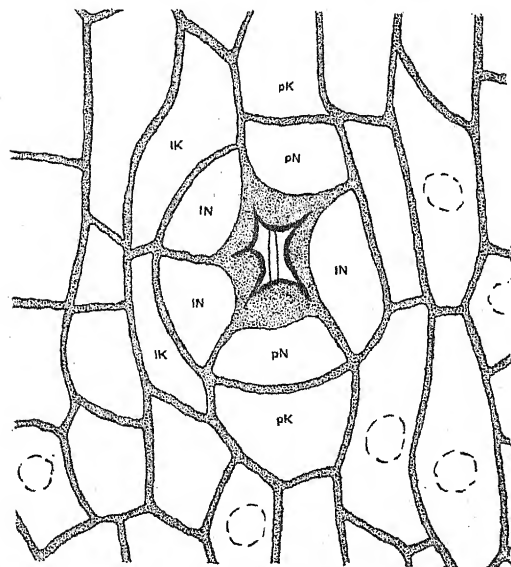


b

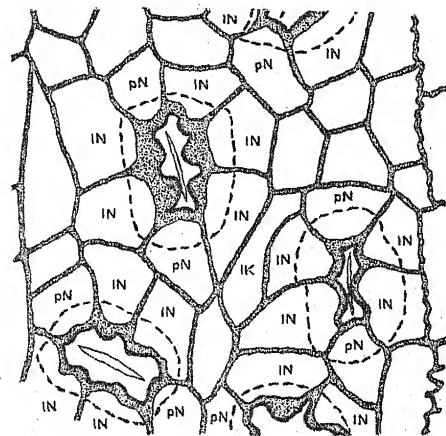
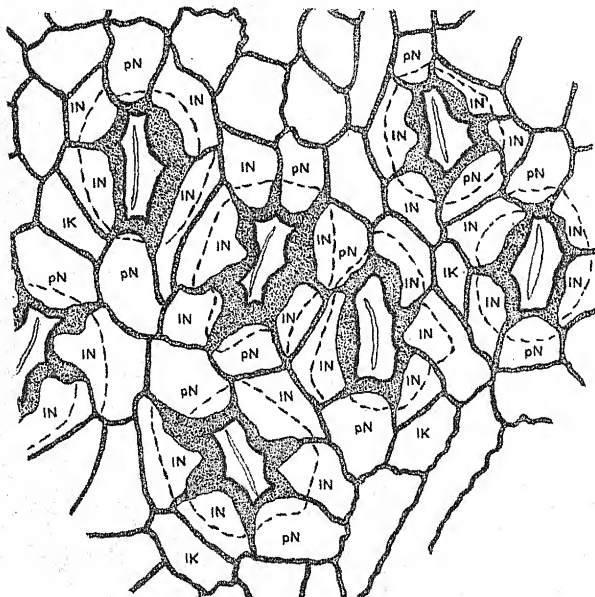
Textabb. 23. a. Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt, das einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Burialia heterophylla* entstammt (vom Originalpräparat zu Abb. 10 bis 13, Taf. CLXI/CLXII, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.

b. Basen von kurzen Haaren: auf einem solchen Blatt von *Burialia heterophylla* (demselben Präparat entnommen). — 400/1.

c—d. Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen in Oberflächenansicht auf der Oberseite von Laubblättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung von *Paramcladus Dusenii* (vom Original zu Abb. 8, Taf. CLXV/CLXVI, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.



d



Textabb. 24. Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht auf der Oberseite von Laubblättern, die einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Wolkomiella australis* (O. Feistmantel) Florin entstammen (nach Florin 1940a, p. 11, Textabb. 3). — 400/1.



halb der Gattung *Lebachia* genug angeführt sein, um ihre Art und Größe zu veranschaulichen. Die zu dieser Gattung zusammengeführten Spezies stimmen in den Grundzügen der Epidermisstruktur überein und sind ohne Zweifel systematisch ebenso nahe miteinander verwandt wie beispielsweise die Arten untereinander in den rezenten Koniferengattungen *Cephalotaxus* SIEB. et ZUCC., *Keteleeria* CARR., *Pseudotsuga* CARR., *Picea* A. DIETR., *Larix* MILL., *Cedrus* LINK, *Widdringtonia* ENDL. und *Cupressus* L.

Der *Ernestiodendron*-Typus ist hinsichtlich der Epidermisstruktur in Kürze folgendermaßen zu charakterisieren (vgl. die vorliegende Arbeit S. 176):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Beide Blattseiten mit mehr oder weniger weit voneinander verlaufenden, einfachen oder hier und da auf kürzeren Strecken verdoppelten, nicht zu Streifen vereinigten, besonders auf der Oberseite weit in die Blattspitze hineinreichenden Längsreihen von meist längsgerichteten, aber in Einzelfällen sogar quer-gestellten Spaltöffnungsapparaten. Blattrand feingezähnt.

Spaltöffnungsapparate der Blätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, meist mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 4—8, in der Regel zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Benachbarte Apparate nur ausnahmsweise mit einer gemeinsamen Nebenzelle. Schließzellen eingesenkt und sehr schwach kutinisiert. Kutikularpapillen einzeln je Zelle in wechselnder Verbreitung und Frequenz auch außerhalb der Spaltöffnungsapparate und Spaltöffnungsreihen auftretend. Einzellige Haare auf beiden Blattseiten, besonders auf der Unterseite vorhanden. Epidermiszellen mit geraden und ebenen Antiklinalwänden.“

Über die Variabilität der Blattepidermismerkmale innerhalb der Gattung *Ernestiodendron* ist nur wenig bekannt, da bisher nur eine Art einschließlich einer besonderen Varietät bekannt ist. Diese weicht von der typischen Form dadurch ab, daß die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung in weitgehendem Maße papillös sind, während die Haarbasen andererseits auf der Oberseite derselben spärlicher aufzutreten scheinen.

Für *Ernestiodendron* bezeichnend ist vor allem die Anordnung der Spaltöffnungsapparate, wodurch diese Gattung von allen übrigen bisher bekannten Koniferen aus dem Oberkarbon und unteren Perm deutlich abweicht. Während die Spaltöffnungsapparate bei *Lebachia* wenigstens auf der Blattoberseite stets zu typischen Streifen vereinigt sind, innerhalb welcher die Spaltöffnungsapparate mehr oder weniger dicht und unregelmäßig, also nicht in Längsreihen angeordnet sind, treten die Spaltöffnungsapparate bei *Ernestiodendron* in einzelnen, zu ausgeprägten Streifen nicht zusammengeschlossenen Längsreihen auf, von denen die Oberseite fast gleich viele und fast gleich lange wie die Unterseite besitzt. Wir haben hier einen ebenso großen Unterschied in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate, wie z. B. zwischen den rezenten, verschiedenen Familien angehörenden Koniferengattungen *Cryptomeria* D. DON und *Araucaria* JUSS. So beträchtliche Unterschiede wie zwischen *Lebachia* und *Ernestiodendron* kennen wir nicht von den rezenten Vertretern der Klasse innerhalb ein und derselben Gattung, sondern erst zwischen verschiedenen Gattungen. Zum Vergleich könnte man höchstens nur solche Gattungen wie *Podocarpus* L'HÉRIT. und *Dacrydium* SOLAND. heranziehen. Diese zeigen aber nicht nur hinsichtlich der Blattmorphologie und der Epidermismerkmale sondern auch in bezug auf die reproduktiven Merkmale eine beträchtliche Variabilität und sind augenscheinlich stark heterogen (vgl. FLORIN 1931, pp. 256, 285, 460). Die Beibehaltung der *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Arten zu einer Gattung (*Walchia*) zusammengeschlossen, würde demnach bedeuten, daß diese noch uneinheitlicher als die heterogensten unter den rezenten Koniferengattungen und folglich rein künstlich wäre. Die Unzweckmäßigkeit einer derartigen Gruppierung liegt auf der Hand. So weit es das Untersuchungsmaterial erlaubt, müssen — wie in der vorliegenden Arbeit geschehen ist — derartige Formgattungen im Interesse der wissenschaftlichen Systematik unbedingt in ihre natürlichen Gattungen zerlegt werden. Daß dies, was *Walchia* betrifft, bisher nicht restlos durchgeführt werden konnte und *Walchia* also als künstliche Gattung vorläufig beibehalten

werden muß, hängt, wie in der speziellen Darstellung hervorgehoben wurde, damit zusammen, daß mehrere Arten auf Grund des Fehlens von geeignetem Material hinsichtlich ihrer Epidermis noch ganz unbekannt sind und in die natürlichen Gattungen daher noch nicht sicher eingeordnet werden können.

Die *Paranocladus*- und *Buriadia*-Typen der Blattepidermisstruktur (Textabb. 23) kontrastieren gegen die soeben besprochenen durch die relative Großzelligkeit der Epidermis, in welcher Beziehung sie einander ähnlich sind. Über *Buriadia* kann in diesem Zusammenhang nur wenig gesagt werden (vgl. S. 314). Wahrscheinlich sind Spaltöffnungsstreifen vorhanden, in denen die längsgestellten Spaltöffnungsapparate locker und unregelmäßig, also nicht in Längsreihen angeordnet sind. Die Spaltöffnungsapparate sind haplocheil und monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch (dizyklisch). Die schwach papillösen perigenen Nebenzellen betragen 4—6. Die Epidermiszellen haben gerade, ebene Antiklinalwände und tragen häufig je eine Kutikularpapille. Einzelne Haarbasen scheinen auch vorhanden zu sein (Textabb. 23 b).

Die Epidermisstruktur von *Paranocladus Dusenii* endlich läßt sich folgendermaßen charakterisieren (vgl. S. 319 in der vorliegenden Arbeit):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Blattunterseite mit zwei basalen Spaltöffnungsgruppen, die aus locker und unregelmäßig angeordneten, meist längsgerichteten, wenig papillösen Spaltöffnungsapparaten gebildet sind. Blattoberseite mit zwei längeren Spaltöffnungsstreifen, die aus locker und unregelmäßig angeordneten, meist längsgerichteten, stärker papillösen Spaltöffnungsapparaten bestehen. Blattrand am Grunde mit locker gestellten, kleinen Zähnen.

Spaltöffnungsapparate auf den Blättern der Seitenzweige letzter Ordnung von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, auf der Blattoberseite mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 5—7, zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Schließzellen eingesenkt und schwach kutinisiert. Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate schwach ausgebildet, nur auf der Blattoberseite vorkommend. Haare auf beiden Blattseiten fehlend. Epidermiszellen mit geraden und ebenen, am Grunde der Blattunterseite stärker verdickten und getüpfelten Antiklinalwänden.“

Da bisher nur eine Art untersucht ist, kann über Artunterschiede in den Epidermismerkmalen innerhalb der Gattung *Paranocladus* nichts angeführt werden. Über die Variabilität dieser Merkmale bei *P. Dusenii* enthält die ausführliche Beschreibung auf S. 321 in der vorliegenden Arbeit einige Angaben.

In der Art der Verteilung der Spaltöffnungsapparate weicht *Paranocladus* (und auch *Buriadia*) scharf von *Ernestiodendron* ab und schließt sich näher den Lebachien an. *P. Dusenii* ist aber auch von diesen gut geschieden, und zwar nicht nur durch die Größe der Epidermiszellen, sondern außerdem durch die weit lockerere Anordnung der Spaltöffnungsapparate in den Spaltöffnungsstreifen, durch das Fehlen von solchen Nebenzellen, die zwei benachbarten Apparaten gemeinsam sind, und durch das Fehlen von Haaren auf beiden Blattseiten.

Es erübrigt sich zunächst, einen Vergleich zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen einerseits und den paläozoischen Cordaiten sowie den oberpermischen und gewissen triassischen Koniferen andererseits in bezug auf die Epidermisstruktur der Laubblätter anzustellen. Wir knüpfen an die zuletzt behandelte Gattung *Paranocladus* an. In der äußeren Morphologie der beblätterten Seitenzweige letzter Ordnung ähnelt *P. Dusenii* am nächsten der von mir unter dem Namen *Walkomiella australis*<sup>\*)</sup> kürzlich beschriebenen Konifere im oberen Perm Ostaustraliens (FLORIN 1940 a). In der Blattepidermisstruktur sind aber beträchtliche Differenzen zu verzeichnen (FLORIN loc. cit., p. 16). Sie stimmen zwar darin miteinander überein, daß die Blattränder zum Teil feingezähnt sind und die Spaltöffnungsapparate unregelmäßig angeordnet in Streifen liegen, aber bei *Walkomiella* dürften diese Apparate auf die Blattoberseite beschränkt sein, während *Paranocladus* amphistomatische Blätter mit zwei Spaltöffnungsgruppen auf der Unterseite und zwei längeren

<sup>\*)</sup> Vgl. Note auf S. 370 in der vorliegenden Abhandlung.



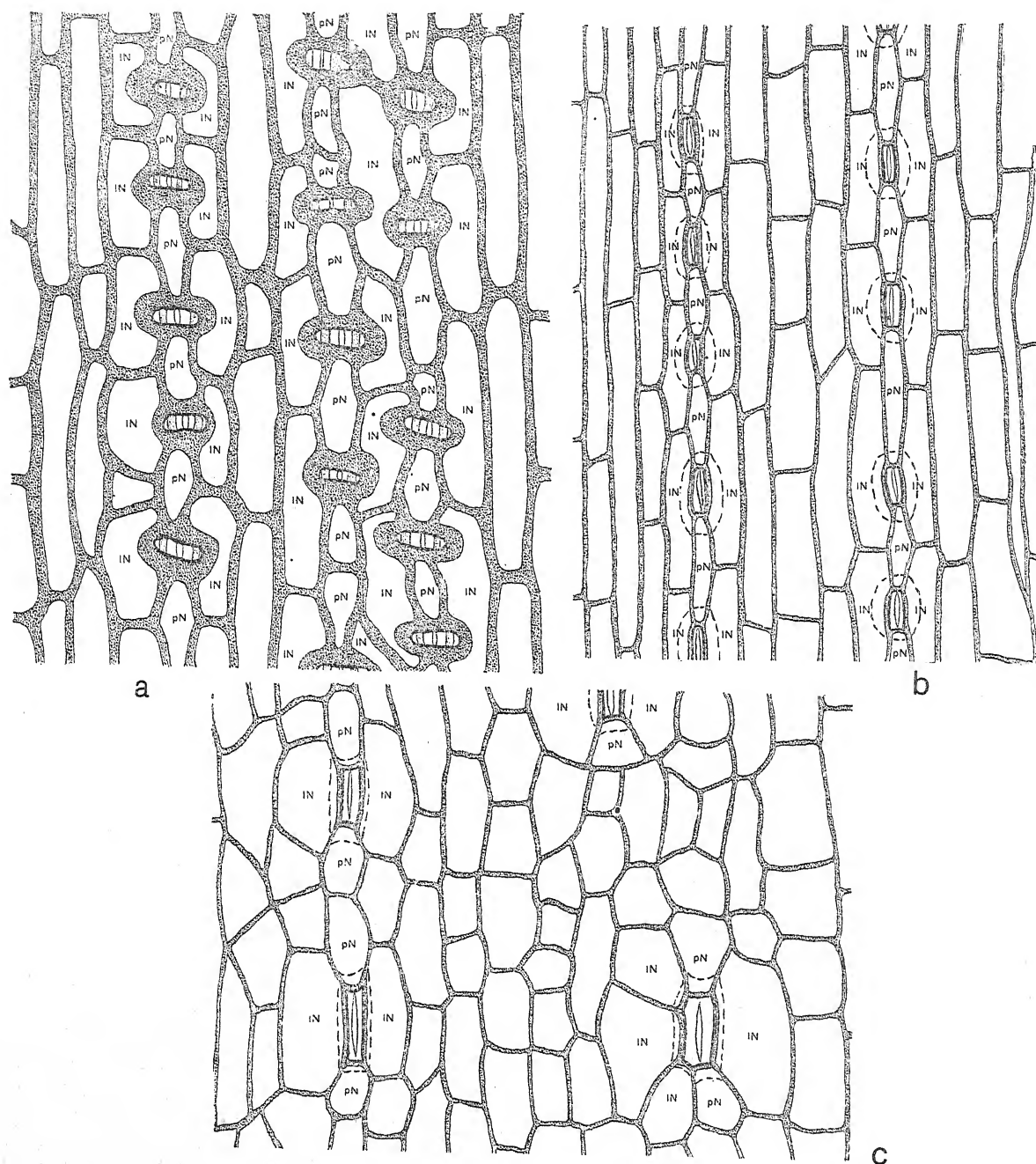
Streifen auf der Oberseite besitzt. Bei *Paranocladus* sind, wie erwähnt, die Spaltöffnungsapparate ferner meist längsgerichtet und so locker in den oberseitigen Streifen angeordnet, daß zwei benachbarten Apparaten gemeinsame Nebenzellen fehlen. Bei *Walkomiella* andererseits zeigen die Spaltöffnungsapparate eine viel dichtere Anordnung in den entsprechenden Streifen und eine weit mehr variierende Orientierung der Spalten (Textabb. 24). Im Gegensatz zu *Paranocladus* trägt *Walkomiella* Kutikularpapillen auf beiden Blattseiten und 1—3-zellige Haare auf der Oberseite am Blattgrunde in den stomatafreien Zonen. Außerdem sind die Antiklinalwände der Epidermiszellen bei *Paranocladus* stets gerade und eben, während sie bei *Walkomiella* außer in den Spaltöffnungsstreifen meist mehr oder weniger unduliert und gerippt sind.

Außer bei *Paranocladus*, *Buriadia* und *Walkomiella* hat unter den paläozoischen und alttriassischen Koniferen, so weit bekannt, nur noch *Lebachia* typisch gestaltete Spaltöffnungsstreifen. Wie ich in der soeben zitierten Arbeit hervorgehoben habe (p. 17), zeigt *Walkomiella* in der Epidermisstruktur tatsächlich eine größere Ähnlichkeit mit *Lebachia* als mit irgendeiner anderen bisher bekannten paläozoischen Koniferengattung. Diese Ähnlichkeit betrifft die dichte Anordnung der Spaltöffnungsapparate in den Spaltöffnungsstreifen, das Aussehen dieser Apparate in der Oberflächenansicht einschließlich der mäßigen Anzahl der mehr oder weniger papillösen Nebenzellen je Spaltöffnungsapparat, das Vorkommen von kurzen, abgerundeten Kutikularpapillen auch außerhalb der Spaltöffnungsstreifen sowie von Haaren mit einzelligen Basen und endlich die feingezähnten Blattränder. Die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung sind aber bei *Lebachia* amphistomatisch und bei *Walkomiella* wahrscheinlich epistomatisch. Jene Gattung zeigt meist längsgerichtete Spaltöffnungsapparate und stets einzellige Haare, *Walkomiella* dagegen unregelmäßig gerichtete Stomata und 1—3-zellige Haarkörper. Außerdem unterscheiden diese Gattungen sich im Aussehen der Antiklinalwände der Epidermiszellen, die bei *Lebachia* stets gerade und eben, bei *Walkomiella* dagegen in den stomatafreien Zonen mehr oder weniger unduliert und gerippt sind.

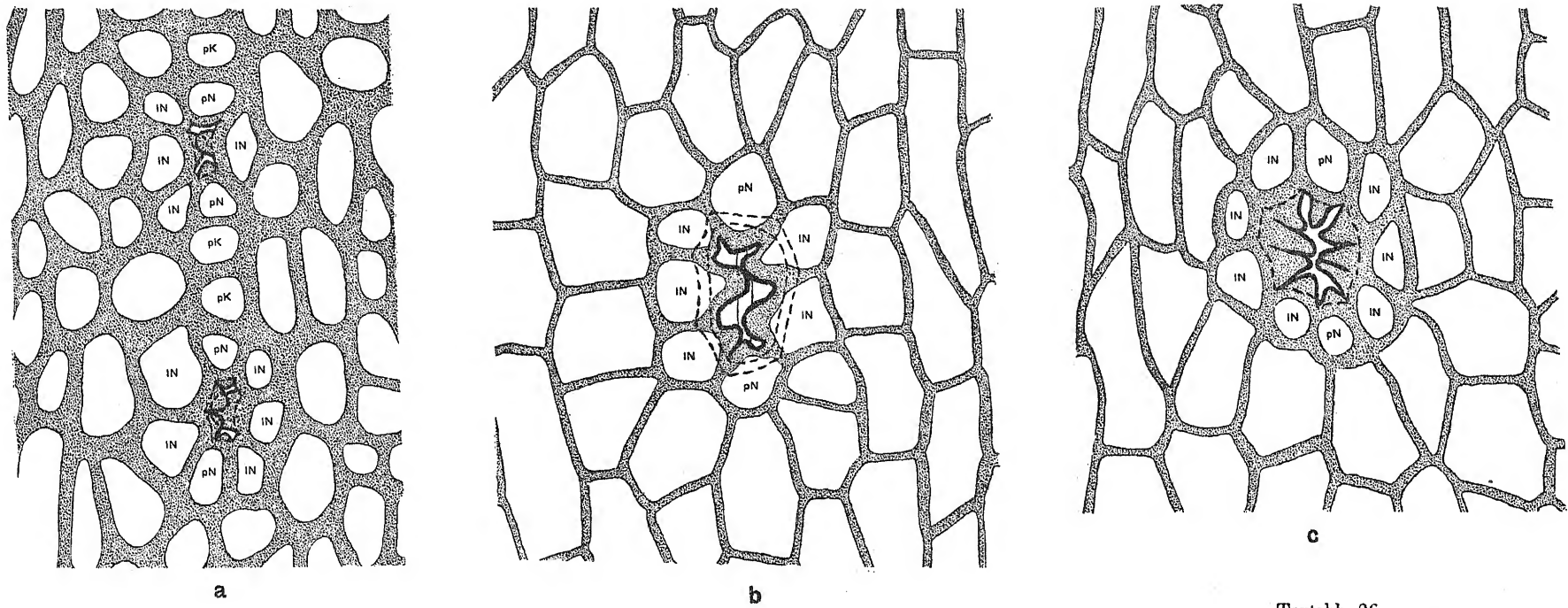
Bei allen übrigen hier zu berücksichtigenden Koniferengattungen — *Ernestiodendron* aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm, *Pseudovoltzia* und *Ullmannia* aus dem oberen Perm sowie *Voltzia* aus der Trias<sup>9)</sup> — fehlen typisch gestaltete Spaltöffnungsstreifen, und die Spaltöffnungsapparate sind statt dessen mehr oder weniger regelmäßig in voneinander isolierten, parallelen Längsreihen angeordnet. Bei den Cordaiten, für welche das Fehlen einer Streifenbildung gleichfalls als charakteristisch zu betrachten ist, kommen aber Übergangsformen vor (siehe unten).

Da die Epidermisstruktur in enger Beziehung zur Gestalt und Aderung der Laubblätter steht, macht die der bandförmigen, von mehreren parallelen, bisweilen sich gabelnden Adern durchzogenen Blätter der Cordaiten naturgemäß einen von dem der gleichaltrigen Koniferen recht abweichenden Eindruck. Der Bau der haplocheilen, monozyklischen Spaltöffnungsapparate einiger Cordaiten habe ich schon früher beschrieben (FLORIN 1931, p. 498). Diese Apparate sind bei verschiedenen Arten etwas ungleich über die Blattflächen verteilt. Es gibt amphistomatische und hypostomatische Cordaitenblätter. Bei mehreren Arten zeigt die Unterseite vorwiegend einfache (aber bisweilen hier und da auf kürzeren Strecken verdoppelte), regelmäßig verlaufende und voneinander isolierte Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten (Textabb. 25b). Andere Arten haben auf der Blattunterseite ähnliche Längsreihen von Stomata, die aber nur ausnahmsweise einzeln verlaufen und in der Regel zu 2—4 einander stark genähert sind (Textabb. 25a). Dabei haben nicht nur zwei benachbarte Spaltöffnungsapparate in derselben Reihe eine gemeinsame polare Nebenzelle — was bei den Cordaiten

<sup>9)</sup> Unter den als Arten von *Voltzia* bezeichneten beblätterten Sproßresten aus der Trias verbergen sich allem Anschein nach mehrere natürliche Gattungen, die jedoch miteinander verwandt sind. Auf die Frage der Systematik dieser Sproßreste kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur darauf aufmerksam gemacht, daß *Voltzia* in diesem Zusammenhang als Sammelgattung aufzufassen ist.

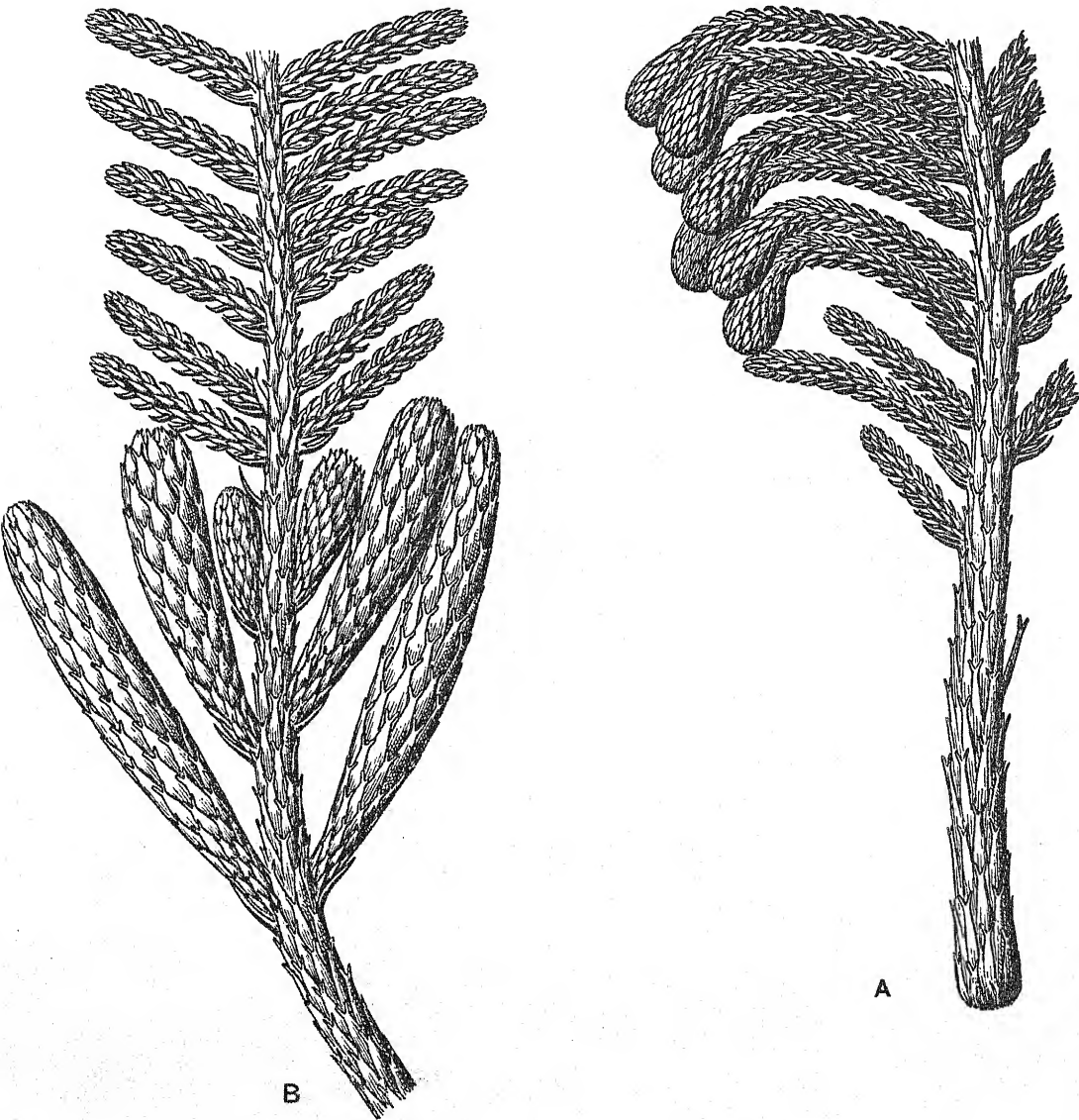


Textabb. 25. Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten in Oberflächenansicht auf Laubblättern von drei *Cordaites*-Arten. — 400/1.  
 a. *Cordaites* spec. 1. Fundort: Deutsches Reich, Böhmen, Rakonitz. Alter: Oberkarbon. (Geol.-Paläont. Inst. Univ. Marburg a. d. Lahn.)  
 b. *Cordaites* spec. 2. Fundort: Canada, New Brunswick, Sunbury Co., Minto. Alter: Pennsylvanian. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)  
 c. *Cordaites* spec. 3. Fundort: Deutsches Reich, Saar-Gebiet, Grube Kronprinz bei Hirtel. Alter: Oberkarbon. (Geol.-Paläont. Inst., Mus. f. Naturk. Berlin.)



Textabb. 26.

- a. Zwei Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht aus einer Längsreihe von solchen, die einem Laubblatt von *Pseudovoltzia Liekeana* (H. B. Gein.) Florin gehört (vom Original zu H. B. Geinitz 1880, Taf. V, Abb. 6). – 400/1.
- b. Spaltöffnungsapparat in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt von *Ullmannia Bronnii* Goepp. Fundort: Deutsches Reich, Kurhessen, Frankenberg. Alter: Zechstein. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.) – 400/1.
- c. Spaltöffnungsapparat in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt von *Voltzia Fraasi* Schütze (vom Original zu Schütze 1901, Taf. VI, Abb. 3). – 400/1.



Textabb. 27.

- A. Wiederherstellung der basalen Partie eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia piniformis*, das einzeln terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, hängende, junge männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. V/VI, Abb. 9). – 1/1.
- B. Wiederherstellung der basalen Partie eines lateralen fertilen Sproßsystems von *Lebachia piniformis*. Die Zapfen sind weiblich, aufwärts gerichtet und einzeln endständig an kurzen, beblätterten Seitensprossen, die den vegetativen Seitenzweigen letzter Ordnung entsprechen (vgl. Taf. XXIII/XXIV, Abb. 8). – 1/1.





überhaupt häufig vorkommt — sondern außerdem besitzen verschiedenen Reihen angehörende und aneinanderstoßende Apparate eine gemeinsame laterale Nebenzelle. Wie Textabb. 26 a veranschaulicht, kann eine Zelle sogar vier Spaltöffnungsapparaten als Nebenzelle angehören. Endlich scheinen Fälle vorzukommen, wo eine noch größere Anzahl von Längsreihen dicht nebeneinanderverlaufend zwischen schmalen stomatafreien Längszonen gruppiert sind, so daß eine Art Streifenbildung entsteht.

Außerdem soll erwähnt werden, daß die Spaltöffnungsreihen bei einzelnen Arten mehr oder weniger unregelmäßig verlaufen (Textabb. 25 c), daß die Spaltöffnungsapparate in der Regel nur 4 Nebenzellen, zwei laterale und zwei polare besitzen, obwohl die Zahl bisweilen auf 6 steigen kann, daß Haare bei den Cordaitenblättern ganz zu fehlen scheinen und daß Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate auf der Oberseite stets fehlen, während solche auf der Unterseite reichlicher vorkommen und sie bei einzelnen Arten gänzlich bedecken.

Wie bei *Ernestiodendron* sind die Spaltöffnungsapparate der Laubblätter von *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* und *Voltzia* auf beiden Blattseiten in isolierten Längsreihen angeordnet (Textabb. 26). Die Epidermisstruktur von *Ullmannia* wurde zwar von GOTHAN u. NAGALHARD (1922) untersucht, ist aber doch noch, wie die Systematik der Gattung, sehr unvollständig bekannt. Die Spaltöffnungsapparate sind haplocheil und monozyklisch oder amphizyklisch, ihre 5—11 Nebenzellen häufig mit je einer kräftigen Kutikularpapille ausgerüstet. Haare fehlen. Dagegen treten Kutikularpapillen bei *U. Bronnii* GOEPP. an der einen, etwas schwächer kutinisierten Blattseite auch außerhalb der Spaltöffnungsapparate einzeln je Zelle reichlich auf. Es ist sehr wohl möglich, daß mehr als eine natürliche Gattung sich auch unter den von verschiedenen Autoren zu *Ullmannia* gezogenen sterilen beblätterten Zweigen verbirgt<sup>10)</sup>. Erst eine eingehende, morphologisch-anatomische Untersuchung des gesamten vorhandenen Materials kann darüber Auskunft vermitteln.

Ungeachtet der in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate zwischen *Ernestiodendron* und *Ullmannia* vorhandenen Ähnlichkeit sind diese beiden Gattungen offenbar in mehrerer Hinsicht in ihrer Epidermis voneinander verschieden. Das gleiche gilt von *Ernestiodendron* und *Pseudovoltzia* (Textabb. 26 a). Schon durch die mächtige Ausbildung der kutinisierten Außenschichten, die stärker herabgesenkten Schließzellen, die meist rundlichen und manchmal kräftiger papillösen Nebenzellen und das Fehlen von Haaren (vgl. Note auf dieser Seite) machen die genannten oberpermischen Gattungen einen abweichenden Eindruck. Dies steht damit im Einklang, daß sie sich auch in der Gesamtmorphologie der Sprosse von *Ernestiodendron* gut unterscheiden.

Was die triassischen „Voltzien“ betrifft, so gilt für sie dasselbe wie für die Ullmannien, daß sie nämlich einer gründlichen systematischen Durchforschung bedürfen. Die Epidermisstruktur der Laubblätter ist von KRÄUSEL (1923, p. 87, und 1938, p. 25) und SCHLÜTER u. SCHMIDT (1927, p. 15) untersucht worden. Die betreffenden Arten<sup>11)</sup> haben Längsreihen von anscheinend vorzugsweise monozyklischen und mit 5—7 Neben-

<sup>10)</sup> Ich habe unter den zu *Ullmannia* bestimmten Zweigresten verschiedener Museen meist Formen mit der *Voltzia* ähnlicher Epidermisstruktur gefunden (vgl. Textabb. 26 b), die monozyklische oder bisweilen vielleicht als unvollständig amphizyklisch (dizyklisch) aufzufassende, längsgerichtete Spaltöffnungsapparate besitzen und der Haare entbehren. Bisweilen aber handelt es sich statt dessen um solche, die durch vollständig amphizyklische (di- bis trizyklische), oft quer oder schief gerichtete Apparate gekennzeichnet sind. In einem Fall sind die Blätter außerdem reichlich behaart (Material aus dem oberen Zechstein [Plattendolomit] von Roda bei Frohburg in Sachsen). Im Bau der Spaltöffnungsapparate erinnert die letztgenannte Kategorie von Formen an gewisse, im oberpermischen Grödnertal bei Neumarkt bei Bozen in Tirol gesammelte Zweigreste, bei denen die Blätter aber unbehaart sind. Diese Beispiele zeigen zur Genüge wie unzureichend unsere Kenntnisse von den oberpermischen Koniferen heute noch sind. Mit der von WEIGELT (1928, p. 485) aufgestellten oberpermischen Gattung *Archaeopodocarpus* ist hier nichts anzufangen, da sie in bezug auf die Blattepidermisstruktur gänzlich unbekannt ist (vgl. außerdem FLORIN 1940 c, p. 71).

<sup>11)</sup> Vergleiche was im Heft 7 der vorliegenden Arbeit über die systematische Stellung der von SCHLÜTER u. SCHMIDT untersuchten „*Voltzia*“ angeführt ist.

zellen versehenen Spaltöffnungsapparaten, die denen von *Ullmannia Bronnii* weitgehend ähnlich sind. Bemerkenswert ist, daß diese „Voltzien“ in der Blattepidermisstruktur stärker an die genannte *Ullmannia*-Art als an *Pseudovoltzia* erinnert, obwohl betont sei, daß alle drei Gattungen (ausgenommen die in der Note auf S. 413 erwähnten Formen mit vollständig amphizyklischen Spaltöffnungsapparaten) in dieser Hinsicht sich nahe aneinander schließen. Ferner stimme ich KRÄUSEL's Ansicht bei, daß *Voltzia Fraasi* SCHÜTZE (Textabb. 26 c), *V. Weissmanni* SCHIMP. und *V. Foetterlei* STUR in der Epidermisstruktur mit *V. heterophylla* übereinstimmen (KRÄUSEL 1938, p. 25). Das gleiche gilt nach meiner vorläufigen Untersuchung auch von *V. remkers-lebensii* SCHÜTZE (SCHÜTZE 1901) und *V. raiblensis* STUR. *Ernestiodendron* unterscheidet sich von den genannten „Voltzien“ in etwa derselben Weise wie von *Ullmannia Bronnii*.

Vergleichen wir zum Schluß die Blattepidermismerkmale der ältesten fossilen Koniferen mit denen der rezenten, so können wir feststellen, daß die jede fossile Gattung für sich kennzeichnenden Merkmale bei keiner rezenten Konifere in genau der gleichen Kombination wiederkehren. Andererseits begegnen uns in beiden Fällen im großen ganzen dieselben Grundzüge. Kutikularstreifen, Kutikularfalten, Protuberanzen und dergleichen fehlen allen Koniferen und *Taxales*. Faserförmige Epidermiszellen gehören unter den rezenten Epidermen zu den Ausnahmen (Beispiel: *Torreya*) und fehlen bei den ältesten gänzlich. Sowohl bei den rezenten als auch bei den ältesten fossilen Koniferen und *Taxales* herrschen gerade und ebene Antiklinalwände vor, während undulierte und gerippte auf eine kleine Anzahl von Gattungen beschränkt sind. Wie bei sämtlichen geologisch jüngeren Koniferen und *Taxales* gehören die Spaltöffnungsapparate dem haplocheilen Typus an. Während aber vollständig amphizyklische (di- bis ausnahmsweise trizyklische) Apparate unter den heutigen Gattungen und Arten nicht selten sind, fehlen solche durchwegs bei den oberkarbonischen und unterpermischen. Wir haben bei ihnen statt dessen monozyklische oder unvollständig amphizyklische (dizyklische) Apparate, die häufig auf ein und derselben Blattfläche miteinander abwechseln. Die unter den ältesten Koniferen festgestellten Haupttypen sowohl als auch Besonderheiten in der Verteilung der Spaltöffnungen kehren unter den rezenten wieder. Dagegen fehlt jenen im Gegensatz zu gewissen rezenten Formen die Mineralstoffeinträgerung (Kalziumoxalat) der Kutikula oder der Kutikularschichten. Wie bei einigen rezenten Koniferen sind die Blattränder bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen häufig feingezähnt, obwohl die Zähne bei den letztgenannten in der basalen Region der Blätter meist stärker haarartig verlängert sind. Diese Zähne gehören zu den Haargebilden oder Trichomen.

Ein besonders für *Lebachia* und *Ernestiodendron* charakteristischer Zug in der Ausbildung der Blattepidermis, die reichliche Behaarung besonders der Blattunterseite, fehlt nicht nur den paläozoischen Cordaiten und, soweit bekannt, fast allen oberpermisch-triassischen, sondern auch den heutigen Koniferen und *Taxales*. Die Haare der erstgenannten Gattungen haben auf den Blattflächen durchgehends einzellige Haarkörper, die durch eine Querwand von ihrer Fußzelle (Haarbasis) getrennt sind, während bei *Walkomiella* etwas weniger primitive, 1—3-zellige, obwohl immer noch einzellreihige Haarkörper nachgewiesen sind, bei denen die einzelnen, gleichgestalteten Zellen durch gerade Querwände voneinander getrennt sind. Die Haare auf den Blattflächen der paläozoischen Koniferen haben überall den Charakter von einfachen, zylinderförmigen, nicht-sezernierenden, persistenten Deckhaaren. Besondere Haarnebenzellen fehlen. Die Haarfußzellen sind klein, während die umgebenden gewöhnlichen Epidermiszellen mehr oder weniger groß sind.

In bezug auf die rezenten Koniferen und *Taxales* wurde früher behauptet, daß Haare an ihren Blättern vollständig fehlen. Man glaubte also, daß diese Klassen bezüglich der Fähigkeit, Haare zu bilden, wesentlich von anderen Pflanzengruppen abwichen. VON TUBEUF (1896), der den Haarbildungen der rezenten Vertreter der Klassen eine zusammenfassende Darstellung gewidmet hat, ist jedoch zu der Auffassung gekommen, daß Haarbildungen an allen ihren Organen vorkommen. Was die assimilierenden typischen Blätter betrifft, so

bezieht er sich dabei auf die Haargebilde (Zähne) der Blattränder, wie sie auch bei Jugendblättern und Kotyledonen gebildet werden, ferner auf die besonderen, haarähnlich verlängerten Zellen in den Spaltöffnungsstreifen von *Sciadopitys* und *Torreya*, die kräftigere Haarbildung an den *Chermes*-Gallen der Fichten, die Fadenhaare an den die Knospen deckenden Nadeln einiger Fichten- und Tannenarten sowie endlich auf solche von mir als Kutikularpapillen bezeichneten Gebilde, die in der Umgebung der Spaltöffnungen besonders bei Taxaceen, gewissen Taxodiaceen und Cupressaceen auftreten. Es steht aber fest, daß die besonders für *Lebachia* und *Ernestiodendron* bezeichnende Behaarung der Folgeblätter bei keiner der rezenten Koniferen und *Taxales* anzutreffen ist. Abgesehen von den Blatträndern und -kanten sind die Folgeblätter bei diesen im eigentlichen Sinne unbehaart, wovon schon die meiner Arbeit vom Jahre 1931 beigegebenen zahlreichen photographischen Abbildungen von Epidermispapillen überzeugen. In dieser Hinsicht nehmen also *Lebachia* und *Ernestiodendron* tatsächlich eine Sonderstellung im Vergleich mit sämtlichen rezenten und fast allen bisher hinsichtlich der Epidermisstruktur untersuchten fossilen Koniferen und *Taxales* ein<sup>12)</sup>.

## Morphologie der Reproduktionsorgane.

### Verteilung der Geschlechter.

Die Samenpflanzen haben entweder eingeschlechtige „Blüten“ oder Zwitter-„Blüten“, die sowohl innerhalb des Individuums als auch der Art verschieden verteilt sein können. Die Frage, ob diese oder jene Anordnung die ursprüngliche sei, hat viel Diskussion veranlaßt. Nach CORRENS (1928, p. 26; vgl. ENGLER 1926, p. 159, und GOEBEL 1928, p. 151) soll in bezug auf die Verteilung der Sporophylle bei gemischtgeschlechtigen Blütenpflanzen das gewöhnliche und phylogenetisch ursprüngliche Verhalten das sein, daß beiderlei Organe in derselben Blüte vereinigt sind, und daß zuerst die Staubblätter, dann die Fruchtblätter gebildet werden. Aus solchen zwittrigen Blüten sollen dann eingeschlechtige entstanden sein, indem die eine oder die andere Art von Sporophyllen funktionsunfähig und mehr oder weniger weitgehend unterdrückt wurde. Es muß jedoch diese Frage bei jeder Pflanzengruppe für sich gestellt und beantwortet werden. Man ist also nicht ohne weiteres berechtigt, das Verhalten gewisser rezenten Angiospermen schematisch auf die Gymnospermen zu übertragen. „Wenn man die Annahme der ursprünglichen Zwitterigkeit auf die Gymnospermenblüten im allgemeinen (außer gewissen Gnetaceen) ausdehnt, so ist das“, bemerkt GOEBEL (1932, p. 1730), „eine auf sehr schmaler Grundlage ruhende Vermutung.“ Man hat in diesem Zusammenhang großes Gewicht darauf gelegt, daß amphisporangiate Zapfen („Zwitterblüten“) bei rezenten monözischen Koniferen nicht selten als Abnormitäten ausgebildet werden. GOEBEL (loc. cit., p. 1733) schließt daraus, daß die sexuelle Differenzierung innerhalb der getrenntgeschlechtigen Zapfen umschlagen kann, so daß also männliche Blüten weiblich und weibliche Blüten männlich werden. GOEBEL warnt aber, wie wir sehen werden, mit Recht davor, weittragende Schlüsse aus derartigen Organverlagerungen zu ziehen.

Nach CHAMBERLAIN (1935, p. 275) zeigt die Geschlechterverteilung bei den Koniferen einschließlich der *Taxales* alle Stufen von als zufällige Abnormitäten auftretenden amphisporangiaten Zapfen und Monözie bis zur vollständigen Trennung der Geschlechter in ausgeprägte Diözie. Monözie zeigen Pinaceen, Taxodiaceen,

<sup>12)</sup> Die südamerikanische alttertiäre Konifere *Coronelia Molinae* FLORIN (FLORIN 1940 c, p. 20) hat zwei- bis mehrzellige Haarkörper auf der Unterseite der Laubblätter. Diese weichen aber sowohl morphologisch als auch in ihrer Verteilung von denen der *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Arten ab.

die meisten Cupressaceen, *Agathis australis* (LAMB.) STEUD. und *Araucaria Bidwillii* Hook., nebst *Saxegothaea* und einigen *Phyllocladus*- und *Dacrydium*-Arten, während *Fitzroya*, *Diselma*, *Arceuthos*, *Juniperus* (bisweilen jedoch monözisch), die meisten Araucariaceen, Cephalotaxaceen (mit einzelnen Ausnahmen), Taxaceen (gewisse Fälle ausgenommen; vgl. z. B. PENZIG 1922, p. 516, über *Taxus baccata* L. und DUPLER 1919, p. 349, über *Taxus canadensis* MARSH.) und die meisten Podocarpaceen diözisch sind. Die Mehrzahl der rezenten Koniferen sind also monözisch. CHAMBERLAIN (loc. cit., pp. 275, 277) fährt fort:

„In the plant kingdom, from the algae to the highest dicotyls, the course of evolution shows a progressive separation of the sexes, with such intermediates and mixtures that the dioecious condition is evidently the goal. As far as this single feature is concerned, the dioecious species are later developments than the monoecious; or rather, they have progressed farther along this line of evolution. ... — Bisporangiate strobili are always described as teratological. In the evolution of sex there is a constant tendency to wider and wider separation, so that the theoretical series would be bisporangiate strobili, monosporangiate strobili with both sexes on the same plant (monoecism), and, finally, monosporangiate strobili on different plants (dioecism).“

CHAMBERLAIN ist offenbar geneigt, das gelegentliche Auftreten amphispörangiaten Zapfen bei rezenten monözischen Koniferen als Andeutung einer ursprünglichen Stufe in der Geschlechterverteilung bei den Koniferen einschließlich der *Taxales* zu erblicken. Derselben Auffassung ist CHURCH (1920, p. 8):

„Though there may be now no definite evidence of the ‚hermaphrodite‘ condition among Conifers, the primitive presentation of both micro- and mega-regions may be assumed from the evidence of the general progression of heterospory in the Pteridophyte series of *Equisetaceae* (fossil) and *Selaginella*; while the fact that such hermaphrodite flowers obtained among *Cycadeoidea* (fossil), and that a relic may be traced in the living *Welwitschia*, is sufficiently suggestive of the view that the monoecism of the modern Conifer is a phenomenon of secondary reduction, and the expression of the enfeebled nutrition of the types; just as the further progression to dioecism (*Taxus*, *Juniperus*) further exaggerates the separation of the two forms of spore, and in the limit may tend to increase the out-put of cross-fertilized seeds.“

Noch ein Autor sei in diesem Zusammenhang zitiert, nämlich WIELAND (1935, p. 85):

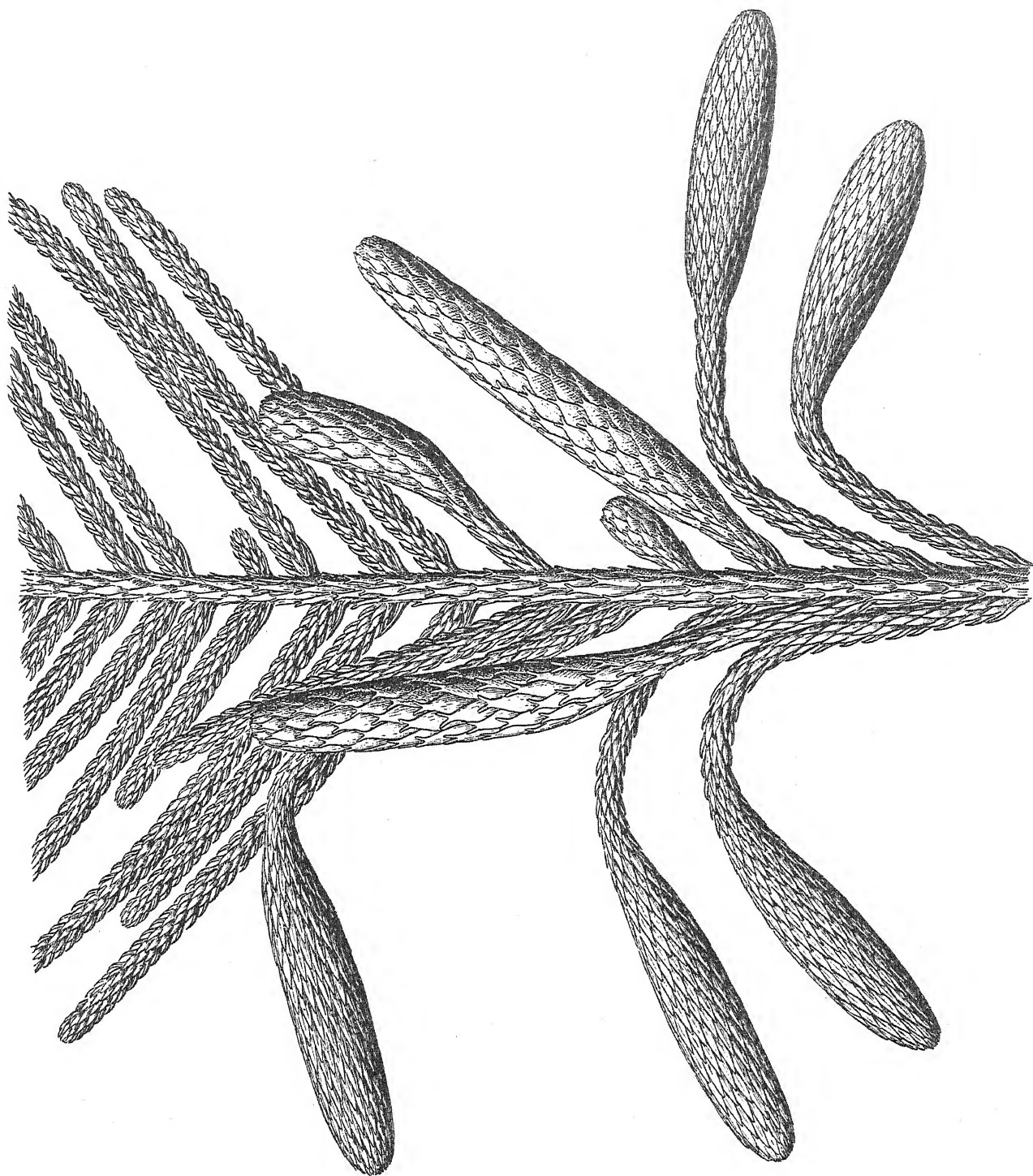
„Hence the greater likelihood is that the amphispörangiate growths are the relicts of the ages and were far more abundant and characteristic in earlier rather than later conifer history — that they once were of simpler organization than now, that anciently there actually were present the simple elements of flowers. Such a conception becomes logical now that conifer history is seen to extend back to the Carboniferous, the times of seed ferns and of the beginning of the great race of flowering cycadeoids.“

Diese von CHAMBERLAIN, CHURCH, WIELAND u. a. vertretene Auffassung von der primären und sekundären Geschlechterverteilung bei den Koniferen und *Taxales* ist aber nicht haltbar. Obwohl anzunehmen ist, daß auch bei dieser Pflanzengruppe Mönözie einen ursprünglicheren Zustand darstellt als Diözie, entbehrt doch die Annahme, daß die eingeschlechtigen Zapfen phylogenetisch aus „Zwitterblüten“ entstanden wären, jeder Unterlage.

So hat PARKIN (1923, p. 53) hervorgehoben, daß wir keine beweiskräftigen Stützen für die Auffassung besitzen, daß Koniferen — und Cordaiten — jemals amphispörangiate Zapfen gehabt hätten. Die zufällig bei gewissen rezenten Formen nachgewiesenen amphispörangiaten Zapfen sind nach ihm nur teratologischer Natur.

In letzter Zeit ist besonders ZIMMERMANN gegen die Annahme der ehemaligen Existenz von primitiven Zwitterblüten bei den Koniferen aufgetreten. Er betont (ZIMMERMANN 1930, p. 229, und 1933, p. 365), daß alle ins Paläozoikum zurückreichenden Samenpflanzengruppen, einschließlich der primitiven Pteridospermen, eingeschlechtige Blüten besitzen und daß daher für die meisten von ihnen kein Zweifel darüber besteht, daß ursprünglich ein Zusammenschluß zu eingeschlechtigen Blüten erfolgte. Bei den Koniferen, *Taxales*, Corda-





Textabb. 28. Wiederherstellung der basalen Partie eines fertilen Sproßsystems von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* mit untereinander gemischt-aufstehenden, hängenden männlichen und aufrechten weiblichen Zapfen, alle einzeln terminal an beblätterten Seitensprossen stehend, welche den vegetativen Seitenzweigen letzter Ordnung entsprechen (vgl. Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7). — 9/10.



iten und *Ginkgoales* herrschten immer eingeschlechtige Blüten vor, weshalb keinerlei Anlaß zu der Annahme vorhanden ist, daß sie in einer uns unbekannten vorübergehenden Periode Zwitterblüten gehabt hätten. Die amphisporangiaten Zapfen gewisser rezenten Koniferen sind also keine Rückschlagserscheinungen, sondern bloße Anomalien, die durch die gelegentlich eintreffende geschlechtliche Umstimmung des Vegetationspunktes bei dem Gesamtsporangienstand zustande gekommen sind. Für die Klärung der primären Geschlechterverteilung bei den Koniferen ist es durchaus belanglos, wie sich die Pteridophyten heutzutage verhalten und sich in früheren geologischen Zeiten verhalten haben, ebenso auch daß Zwitterblüten innerhalb der *Bennettitales* und andeutungsweise bei den *Gnetales* nachgewiesen sind. Wie ZIMMERMANN auch bemerkt, handelt es sich in diesen Fällen, wie bei den Angiospermen, um mehr oder weniger spät differenzierte, mit den Koniferen und *Taxales* nicht näher verwandte Kormophytenklassen, wozu kommt, daß die geologisch ältesten *Bennettitales* durch eingeschlechtige Blüten statt Zwitterblüten gekennzeichnet waren. Nach ZIMMERMANN spricht die paläobotanische Überlieferung für eine allmähliche sekundäre Herausbildung der heute unter den Kormophyten vorherrschenden Zwitterblüte aus der eingeschlechtigen Blüte.

Wenigstens was die Gymnospermen im allgemeinen und insbesondere die Koniferen und *Taxales* betrifft, schließe ich mich der Auffassung ZIMMERMANN's unbedingt an. Soweit mir bekannt ist, sind in dem bisher vorliegenden fossilen Koniferenmaterial noch keine amphisporangiaten, sondern ausschließlich monosporangiate, d. h. weibliche bzw. männliche Zapfen angetroffen. Diese Tatsache läßt sich keineswegs durch einen Hinweis auf die Spärlichkeit und meist unbefriedigende Erhaltung des fossilen Materials erklären, da fossile Koniferenzapfen oberkarbonischen bis tertiären Alters aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen vorliegen und solche in vielen Fällen eine mehr oder weniger eingehende Untersuchung erlaubt haben. Außerdem wäre unter der Annahme einer allmählichen Differenzierung der eingeschlechtigen Zapfen aus gemischtgeschlechtigen anzunehmen, daß die älteren Vertreter der Klasse häufiger als die rezenten amphisporangiate Zapfen aufweisen würden. Dies trifft aber offenbar nicht zu. Im Gegenteil kennen wir, wie ZIMMERMANN hervorhebt, aus dem Paläozoikum und Altmesozoikum (vor dem Keuper) überhaupt keine zwitterblütigen Samenpflanzen.

Die in der vorliegenden Arbeit gemachten Befunde an den ältesten bekannten Koniferen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm bestätigen die Auffassung von ZIMMERMANN. Auch diese Koniferen haben weibliche und männliche, also monosporangiate Zapfen, dagegen keine amphisporangiaten. Dasselbe gilt für die oberpermischen Gattungen *Pseudovoltzia* und *Ullmannia* sowie für die triassischen „Voltzien“. Dieses Ergebnis zeigt die Untersuchung eines verhältnismäßig reichen Materials. Der innere Bau der Zapfen war zwar wegen des ungeeigneten Erhaltungszustandes nur in recht wenigen Fällen dem Studium zugänglich. Weibliche und männliche Zapfen sind aber auch bei den ältesten Koniferen sogar äußerlich einander so unähnlich, daß das Vorhandensein eines amphisporangiaten Zapfens auch ohne Kenntnis seines feineren Baues entdeckt oder wenigstens vermutet werden könnte. Bezeichnend für Beschaffenheit und Umfang des in diesem Zusammenhang vorliegenden Untersuchungsmaterials ist die Tatsache, daß eine andere, bei rezenten Koniferen auch nur gelegentlich vorkommende Erscheinung, nämlich durchwachsene weibliche Zapfen, sowohl bei einer *Lebachia*-Art (Taf. LIII/LIV, Abb. 5), *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXV/CXVI, Abb. 9) und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* (Taf. CXLIX/CL, Abb. 13) als auch bei *Pseudovoltzia Liebeana* aus dem Zechstein von Gera in Sachsen (Exemplar im Manchester Museum, Manchester, England) und bei *Voltzia heterophylla* (WILLS 1910, p. 291, Taf. XIX, Abb. 2) nachgewiesen werden konnte. Wir sind also berechtigt anzunehmen, daß die Getrenntgeschlechtigkeit der Zapfen bei den Koniferen ein ursprüngliches Organisationsmerkmal darstellt, das diese Klasse — von ausnahmsweise auftretenden, anomalen Veränderungen abgesehen — bis in die heutige Zeit charakterisiert.

Wie CORRENS (1928, p. 2) betont, liegt aber der Hauptunterschied der Geschlechterverteilung darin, ob das Individuum beiderlei Keimzellen hervorbringt oder nur einerlei und dann getrenntgeschlechtlich ist. Diözie wird allgemein als höher organisierte Stufe angesehen und die Reihe Monözie-Diözie also als Progression aufgefaßt.

Ob nun die ältesten Koniferen alle monözisch waren, oder ob vielleicht schon bei ihnen Diözie aufgetreten ist, läßt sich nicht sicher entscheiden, da die weiblichen und männlichen Zapfen in der Regel an verschiedenen, vom Stamme getrennten lateralen Sproßsystemen gefunden worden sind. Die einzige Ausnahme von dieser Regel stellt das in Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII, und Textabb. 28 dargestellte, fertile laterale Sproßsystem von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* dar, das weibliche und männliche Zapfen untereinander gemischt trägt, was Monözie bei dieser Form beweist. Dieser Fall deutet darauf, daß auch die übrigen Lebachien und vielleicht auch *Ernestiodendron* monözisch waren. Da außerdem Monözie mit getrenntgeschlechtigen Zapfen bei paläozoischen Cordaiten nachgewiesen ist (GRAND'EURY 1877, p. 226, Taf. XXV, Abb. 3), so dürfte diese Art der Geschlechterverteilung innerhalb des betreffenden Gymnospermenkomplexes als ursprüngliches und vom Anfang an endgültig fixiertes Organisationsmerkmal zu betrachten sein. Wie die Ginkgophyten sich in älteren geologischen Zeiten verhalten haben, ist dagegen noch unbekannt. Ihr einziger Nachfahre, *Ginkgo biloba* L., hat — ähnlich einer Minderheit von rezenten Koniferen — die diözische Stufe erreicht.

### Stellung der weiblichen Zapfen.

Für die Beurteilung der Stellungsverhältnisse der weiblichen Zapfen bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen steht folgendes Material zur Verfügung:

<i>Lebachia piniformis</i>	<i>Lebachia hypnoides</i>
Taf. VII/VIII: Abb. 6, 8—11	Taf. XCVII/XCVIII: Abb. 15—16
„ XI/XII: Abb. 4	„ XCIX/C: Abb. 10, 17—18
„ XXIII/XXIV: Abb. 8 (vgl. Textabb. 27 B)	„ CI/CII: Abb. 2 (vgl. Textabb. 30 b), 9
<i>Lebachia piniformis</i> var. <i>Solmsii</i>	„ CVII/CVIII: Abb. 2, 23
Taf. XXVII/XXVIII: Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)	„ CIX/CX: Abb. 7, 9, 15, 18
<i>Lebachia piniformis</i> var. <i>magnifica</i>	<i>Walchia</i> ( <i>Lebachia</i> ?) <i>Schlotheimii</i>
Taf. XXVII/XXVIII: Abb. 10	Taf. CXXVII/CXXVIII: Abb. 18
„ XXIX/XXX: Abb. 6—7	„ CXXIX/CXXX: Abb. 2
<i>Lebachia parvifolia</i> (?)	[ <i>Walchiostrobus</i> ( <i>Lebachia</i> ?) <i>elongatus</i> ]
Taf. XXXV/XXXVI: Abb. 10	Taf. CLV/CLVI: Abb. 6—7].
<i>Lebachia Goeppertiana</i> (?)	<i>Ernestiodendron filiciforme</i>
Taf. XLV/XLVI: Abb. 12, 15	Taf. CXV/CXVI: Abb. 9—10
<i>Lebachia garnettensis</i> (?)	„ CXVII/CXVIII: Abb. 19—20
Taf. LIII/LIV: Abb. 5	„ CXIX/CXX: Abb. 22, 24
<i>Lebachia frondosa</i>	<i>Walchia</i> ( <i>Ernestiodendron</i> ?) <i>Arnhardtii</i>
Taf. LXXXI/LXXXII: Abb. 10—11	Taf. CXLV/CXLVI: Abb. 2
	<i>Walchia</i> ( <i>Ernestiodendron</i> ?) <i>germanica</i>
	Taf. CXLVII/CXLVIII: Abb. 11
	„ CXLIX/CL: Abb. 1, 5, 9

Die in dieser Liste genannten Koniferen lassen sich in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen in zwei Gruppen zerlegen:

- I. ♀-Zapfen einzeln endständig (und mehr oder weniger aufrecht) an Sprossen, die den vegetativen Seitenzweigen letzter, d. h. zweiter Ordnung in Stellung, Dimensionen und Beblätterung entsprechen.

*Lebachia piniformis*

" " var. *Solmsii*  
 " " " *magnifica*  
 " *Goeppertiana* (?)  
 " *garnettensis* (?)  
 " *frondosa*

*Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii*

- II. ♀-Zapfen einzeln endständig (und aufrecht) an Sprossen, die den vegetativen Seitenzweigen vorletzter, d. h. erster Ordnung in Stellung, Dimensionen und Beblätterung entsprechen.

*Lebachia parvifolia* (?)

" *hypnoides*

[*Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *elongatus*]

*Ernestiodendron filiciforme*

*Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii*

" ( " ?) *germanica*

Nach HAUSER (1932, p. 17) kann die Blütenverteilung bei den Koniferen weitgehend aus der Polarität, d. h. der longitudinalen Symmetrie abgeleitet werden, wie sie sich in der Verteilung und der Kräftigkeit der vegetativen Triebe äußert. Blüten und Zapfen sollen häufig den schwächsten vegetativen Seiten- und Endtrieben entsprechen, indem sie sich an kräftigen Achsen im unteren Teil eines seitlichen Haupttriebes unter den nach oben hin immer kräftiger werdenden Seitentrieben finden. An den schwächeren Achsen stehen sie dagegen oben seitlich oder schließlich terminal. Nach HAUSER entsprechen endlich die weiblichen Zapfen kräftigeren Trieben als die männlichen Blüten und treten daher, wenn sie sich gemeinsam an einem seitlichen Haupttrieb finden, immer über ihnen auf.

Wenn zunächst von dem Verhalten der *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* abgesehen wird, so scheint — Monözie vorausgesetzt — eine gewisse „Schichtung“ in der sexuellen Ausbildung an den *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Bäumen hervorgetreten zu sein, da gemischtgeschlechtige laterale Sproßsysteme fehlen. In Übereinstimmung mit HAUSER's Angaben zeigen diejenigen Arten, bei denen die weiblichen Zapfen an vegetativen Seitenzweigen zweiter Ordnung entsprechenden Sprossen stehen, meist eine basalwärts verlegte fertile Region des zapfentragenden Sproßsystems, über welcher typisch gestaltete, vegetative Seitenzweiglein ausgebildet sind (Taf. VII/VIII, Abb. 8; Taf. XXIII/XXIV, Abb. 8; Taf. XXIX/XXX, Abb. 7)<sup>13)</sup>. In der Regel dürften dabei fertile und sterile Region deutlich voneinander getrennt sein, aber wie aus Abb. 7, Taf. XXIX/XXX, ersichtlich ist, kommen auch Fälle vor, wo ein vegetativer Seitenzweig zwischen zwei weiblichen Zapfen eingeschoben ist. Bei dem in Abb. 6, Taf. XXIX/XXX, dargestellten Exemplar sind einzelne vegetative Seitenzweige sogar unter den weiblichen Zapfen aufgetreten. Andererseits scheinen bei dem in Abb. 2, Taf. CXXIX/CXXX, abgebildeten, sehr kräftigen lateralen Sproßsystem von *Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii* seiner ganzen Länge nach die vegetativen Seitenzweige letzter oder zweiter Ordnung durch zapfentragende Sprosse ersetzt zu sein. Obwohl also in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen eine basalwärts verlegte Region der lateralen Sproßsysteme bevorzugt ist, so dürfte diese Erscheinung nur für einzelne Arten fixiert sein. Bei anderen ist die fertile Region distalwärts mehr oder weniger ausgedehnt, ohne daß dies, wie HAUSER für

<sup>13)</sup> Die seitlichen Gebilde des in Abb. 39, Taf. CLI/CLII, dargestellten, *Gomphostrobus*-Blätter tragenden Sproßsystems stellen wahrscheinlich junge weibliche Zapfen dar.



gewisse rezente Koniferen angibt, mit einer schwächeren Ausbildung des betreffenden Sproßsystems zusammenhängt. Außerdem ist gegenüber der Auffassung HAUSER's anzuführen, daß die basalen zapfentragenden Seitenzweige der Lebachien zwar immer weit kürzer, aber andererseits häufig kräftiger als die distalen vegetativen Seitenzweige an demselben lateralen Sproßsystem ausgebildet sind. Die Ernährungsverhältnisse sind also hier wenigstens ebenso gut oder besser als weiter distalwärts. Dagegen treten fertile Seitenzweige ähnlich den Verzweigungen der rein vegetativen lateralen Sproßsysteme erst in einiger Entfernung von der Basis der relativen Hauptachse selbst auf, die stets eine mehr oder weniger kurze Strecke unverzweigt geblieben sein dürfte (vgl. was S. 372 über die mesotone Förderung in der seitlichen Verzweigung der „Walchien“ gesagt ist).

Mit Rücksicht auf die Ergebnisse HAUSER's ist außerdem die gegenseitige Anordnung der weiblichen und männlichen Zapfen an ein und demselben lateralen Sproßsystem von *Lebachia piniiformis* var. *Solmsii* von Interesse (vgl. Textabb. 28). Die männlichen Zapfen entsprechen hier im Gegensatz zu den Angaben des genannten Autors für gewisse rezente Koniferen gleich oder fast gleich kräftigen Seitentrieben wie die weiblichen und treten unter diesen gemischt auf. In dem abgebildeten Falle haben wir folgende Anordnung der Seitenzweige am Seitenast von der apikalen Region basalwärts:

Linke Flanke.

Zahlreiche vegetative Seitenzweige;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
unverzweigte Basalregion.

Rechte Flanke.

Zahlreiche vegetative Seitenzweige;  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
? (hier vielleicht ein Zweig weggefallen);  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
unverzweigte Basalregion.

Auf beiden Flanken des Seitenastes beginnt die Reihe der seitlichen Verzweigungen am Grunde mit männlichen Zapfen, denen außerdem auf der rechten Seite in Übereinstimmung mit der These HAUSER's weibliche Zapfen folgen. Auf der linken Seite steht gleichfalls nach dem ersten männlichen Zapfen ein weiblicher. Oberhalb desselben folgen aber wiederum männliche, was mit der etwa gleich kräftigen Entwicklung aller fertilen Seitenzweige im Einklang steht.

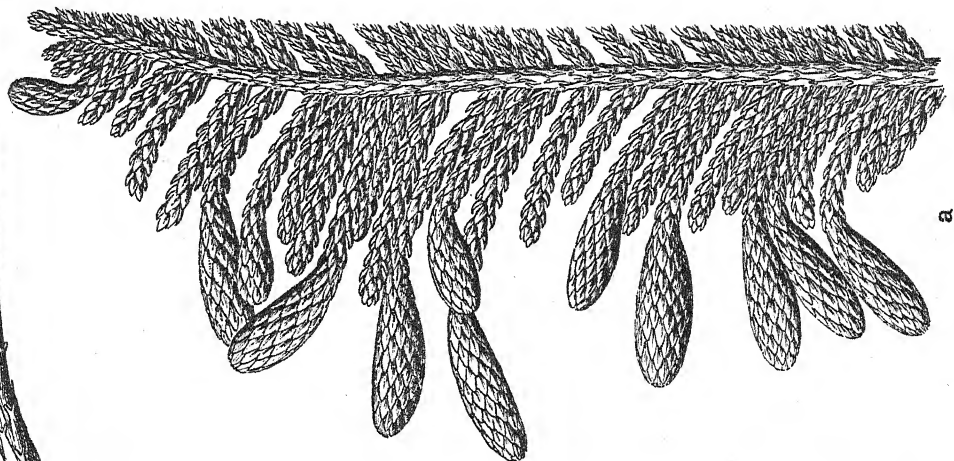
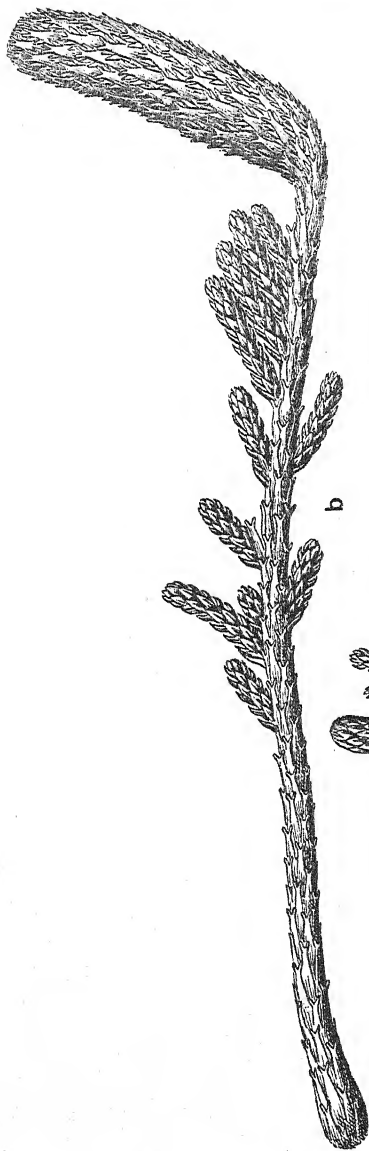
Die weibliche Zapfen tragenden Zweiglein der Lebachien stehen wie die Laubzweiglein meist alternierend bis fast opponiert und streng zweizeilig in den Achseln flankenständiger Laubblätter. Auf den Gesteinsflächen scheinen auch sie meist in einer Ebene ausgebreitet gewesen zu sein. Nach der Richtung der Zapfenachsen besonders bei dem in Textabb. 28 dargestellten Exemplar zu urteilen — verglichen mit der der männlichen Zapfenachsen — kann man aber annehmen, daß die weiblichen im Leben negativ geotropisch und also allgemein mehr oder weniger aufgerichtet waren. Meist dürften die beiden Flanken eines fertilen lateralen Sproßsystems etwa gleichmäßig verzweigt und ausgebildet gewesen sein. Die fertilen Zweiglein sind stets weit länger als das entsprechende Glied ihrer Mutterachse.

Endlich sei darauf aufmerksam gemacht, daß die weibliche Zapfen tragenden Seitenzweige zweiter Ordnung — obwohl stets kürzer als die Laubzweiglein an ein und demselben lateralen Sproßsystem — in der Länge innerhalb der Art, des Individuums und sogar des Sproßsystems stark variieren können. Man vergleiche z. B. Abb. 6, Taf. VII/VIII, Abb. 4, Taf. XI/XII, und Abb. 7, Taf. XXIX/XXX, mit Abb. 1, Taf. XIX/



Textabb. 29. Ein junges, weibliche Zapfen in verschiedenen Entwicklungsstadien tragendes Exemplar von *Araucaria columnaris* (FORST.) HOOK. im „Temperate House“ der Royal Botanic Gardens bei Kew (Surrey) nahe London (nach SEWARD und FORD 1906, p. 328, Textabb. 12, und CLINTON-BAKER und JACKSON 1935, Taf. 32).

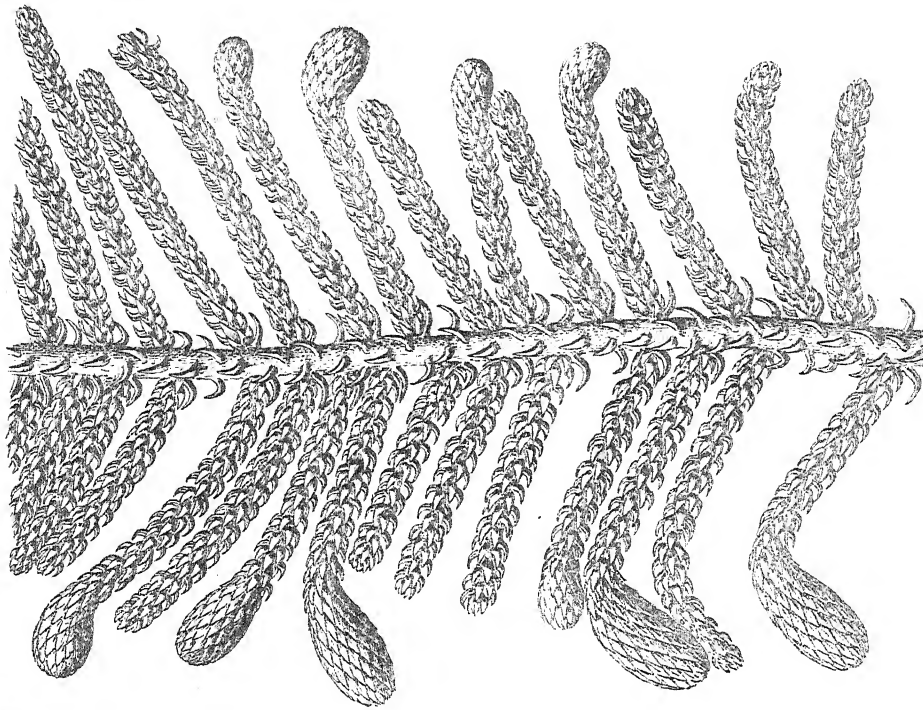




Textabb. 50.

a. Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides*, das einzeln terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, meist etwas hängende männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 14). -- 1/1.

b. Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* mit einem terminal an der Sproßachse vorletzter Ordnung gestellten, aufwärts gerichteten weiblichen Zapfen (nach Taf. CI/CII, Abb. 2, in bezug auf das Aussehen der Zapfenoberfläche mit Taf. CVII/CVIII, Abb. 25, verglichen). -- 1/1.



Textabb. 51. Wiederherstellung der mittleren Partie eines lateralen Sproßsystems von *Ernestiodendron filiciforme*, das einzeln terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, meist hängende männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. CXXIII/CXXIV, Abb. 1). -- 1/1.





XX, und Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII. In jenen Fällen geht das Zweiglein fast unmittelbar in den Zapfen über, und an seiner Basis finden sich nur ganz wenige einfachspitzige Laubblätter. Bei den übrigen erwähnten Exemplaren ist das fertile Zweiglein über eine weitere Strecke hin mit einfachspitzigen Laubblättern bedeckt. Bei dem in Abb. 8, Taf. XXIII/XXIV, dargestellten Sproßsystem werden die zapfentragenden Zweiglein distalwärts immer kürzer. Ähnlichen Schwankungen ist die Länge der Zapfen selbst unterworfen.

Im großen ganzen dürften die weibliche Zapfen tragenden lateralen Sproßsysteme der meisten *Lebachia* etwa den entsprechenden Sproßsystemen von *Araucaria columnaris* (Forst.) Hook. in Textabb. 29 ähnlich ausgesehen haben, obwohl die Dimensionen der Achsen und Zapfen andere waren. Von dem obersten Astquirl des betreffenden jungen Baumes abgesehen — wo weibliche Zapfen weiter distalwärts auftreten — werden diese einzeln terminal an basalen, flankenständigen, aber aufgerichteten, kräftigen, kurzen Seitenzweiglein getragen. Bei den *Lebachia* war jedoch die Zahl der Zapfen je Sproßsystem offenbar größer als bei dem abgebildeten Exemplar von *Araucaria*.

Die Stellung der weiblichen Zapfen terminal an beblätterten, flankenständigen Seitenzweigen zweiter Ordnung ist für mehrere *Lebachia*-Arten charakteristisch. Wir wissen aber, daß wenigstens zwei Arten sich anders verhalten haben. Der aller Wahrscheinlichkeit nach zu *L. parvifolia* gehörende und in Abb. 10, Taf. XXXV/XXXVI, dargestellte Zapfen steht statt dessen terminal an einer unverzweigten Seitenachse erster (vorletzter) Ordnung, was aus der Art der Beblätterung dieser Achse (*Gomphostrobus*) und ihrer Dicke im Verhältnis zu der der Laubzweiglein ersichtlich ist. Dieselbe Stellung haben die weiblichen Zapfen von *Lebachia hypnoides*. Besonders deutlich zeigt dies das in Abb. 2, Taf. CI/CII, und Textabb. 30 a abgebildete Sproßsystem, dessen Hauptachse außer dem terminalen weiblichen Zapfen auch einige kurze Laubzweiglein trägt. In Abb. 16, Taf. XCVII/XCVIII, haben wir offenbar einen jungen Zapfen in derselben Stellung vor uns. Es liegen aber auch Exemplare in recht großer Zahl vor, wo keine Laubzweiglein von der zapfentragenden Achse ausgehen. Aus der Ähnlichkeit, die auch diese Achsen mit den Sproßachsen vorletzter Ordnung der vegetativen lateralen Sproßsysteme in der Beblätterung zeigen, schließe ich, daß *L. hypnoides* außer den reich verzweigten vegetativen bzw. männlichen (siehe unten) Sproßsystemen mehr oder weniger spärlich verzweigte bis ganz unverzweigte weibliche laterale Sproßsysteme besessen hat, die in extremen Fällen von jenen habituell stark abwichen. (*L. parvifolia* dürfte sich ebenso verhalten haben.) Sonst müßte man annehmen, daß die weiblichen Zapfen bei *L. hypnoides* beide Stellungen gezeigt haben und daß z. B. die in Abb. 15, Taf. CIX/CX, photographierte beblätterte und zapfentragende Achse einem Laubzweiglein entspricht, was jedoch wegen ihrer Länge und Dicke nicht zutreffen kann. Es ist also wahrscheinlich, daß das Gesamtsproßsystem dieser *Lebachia*-Art stärker differenziert war als bei z. B. *L. piniformis*. Die weiblichen Zapfen von *L. hypnoides* sind im Leben offenbar aufgerichtet gewesen.

Wie *Lebachia hypnoides* dürfte sich diejenige nicht näher bekannte Konifere verhalten haben, zu der die unter der Bezeichnung *Walchiostrobus elongatus* (Taf. CLV/CLVI, Abb. 6—8) beschriebenen, mit *Gomphostrobus*-Blättern bekleideten, unverzweigten, je einen endständigen weiblichen Zapfen tragenden Sprosse gehören. Höchstwahrscheinlich gilt dies auch in bezug auf die Art, deren weibliche Zapfen als *Walchiostrobus lodevensis* (Taf. CLV/CLVI, Abb. 1—3) bezeichnet wurden.

Während also die *Lebachia* in der Stellung ihrer weiblichen Zapfen zwei verschiedene Typen aufweisen, nämlich einen ursprünglicheren Typus mit einzeln terminal an Seitensprossen zweiter Ordnung stehenden Zapfen und einen fortgeschritteneren Typus, der durch einzelne endständige Zapfen an wenig oder gar nicht verzweigten Seitensprossen erster Ordnung charakterisiert ist, so sind *Ernestiodendron* und die zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten

statt dessen einheitlich gestaltet, indem sie, soweit bekannt, alle den letztgenannten Typus vertreten. Die zapfentragende Seitenachse erster Ordnung ist bei *Ernestiodendron filiciforme* nur ausnahmsweise wie an dem in Abb. 9, Taf. CXV/CXVI, dargestellten Exemplar schwach verzweigt, während bei *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* und *W.* (*Ernestiodendron*?) *germanica* nur unverzweigte derartige Achsen nachgewiesen sind, welche in der Art der Beblätterung am nächsten mit den vegetativen Sproßachsen erster oder vorletzter Ordnung übereinstimmen. Diese Artengruppe ist, wie schon erwähnt, in morphologischer Hinsicht überhaupt fortgeschrittener als *Lebachia*. Die in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen gemachten Befunde stehen damit gut im Einklang.

Was die übrigen oberkarbonischen und unterpermischen Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gewächsen betrifft, so sind die Reproduktionsorgane und ihre Stellung noch unbekannt. Somit ist ein entsprechender Vergleich zwischen *Lebachia* und *Ernestiodendron* einerseits und den Gattungen *Buriadia*, *Carpentieria*, *Paleotaxites*, *Lecrosia* und *Paranocladus* andererseits nicht möglich.

An die für *Lebachia hypnoides*, *L. parvifolia* und *Ernestiodendron filiciforme* nebst den an der letztgenannten Konifere habituell sich anschließenden *Walchia*-Arten beschriebenen Stellungsverhältnisse erinnert gewissermaßen die spezialisierte Anordnung der weiblichen „Blütenstände“ der *Cordaitales*. Die Hauptachse dieser Blütenstände stellt häufig gleichfalls eine Seitenachse erster Ordnung dar, die unmittelbar achselständig ist oder etwas oberhalb des entsprechenden Tragblattes ausgeht, aber im Gegensatz zu den weiblichen Sprossen der soeben genannten Koniferen der Laubblätter gänzlich entbehrt (vgl. GRAND'EURY 1877, p. 226, mit zugehörigen Abbildungen; SCOTT 1918, p. 442, 1919, pp. 8—9, und 1923, p. 279). Einzelne achselständige Infloreszenzen dürften sich nach der Darstellung GRAND'EURY's (loc. cit., Taf. XXII, Abb. 1) auch an ähnlich dem Stamme beblätterten Seitenachsen gefunden haben. Nach einer von demselben Autor (loc. cit., Taf. XXV, Abb. 4) reproduzierten Zeichnung (das Original war allerdings schlecht erhalten) hat es außerdem den Anschein, als ob die weiblichen Blütenstände der Cordaiten bisweilen zu mehreren an einer wohl mit Schuppenblättern versehenen aber laubblattlosen Seitenachse erster Ordnung aufgetreten sein könnten, eine Anordnung, zu der die paläozoischen Koniferen kein Gegenstück bieten.

Was die oberpermischen Koniferen betrifft, so haben *Pseudovoltzia* (H. B. GEINITZ 1880, Taf. V, Abb. 6; FLORIN 1939, p. 559, Textabb. 8a) und *Ullmannia* (H. B. GEINITZ loc. cit., Taf. V, Abb. 9; FLORIN 1939, p. 561, Textabb. 9a) einzeln endständige, aufrechte weibliche Zapfen an verhältnismäßig kräftigen, beblätterten Seitensprossen letzter (zweiter?) Ordnung. Die triassischen „Voltzien“ haben gleichfalls terminal an belaubten Sprossen stehende, aufrechte weibliche Zapfen. Bei *Glyptolepis keuperiana* SCHIMP. stehen sie an Seitensprossen zweiter und dritter Ordnung. Wie ein von mir untersuchtes Exemplar zeigt, verzweigt sich nämlich die laterale fertile Achse zweiter Ordnung kurz vor ihrem Ende und gibt einen kurzen fertilen Seitenzweig (oder auch mehrere) dritter Ordnung ab, die ebenso wie die Achse zweiter Ordnung einen terminalen weiblichen Zapfen erzeugt (vgl. SCHIMPER 1870—1872, p. 244, FRENTZEN 1922, p. 64, und KRÄUSEL 1938, p. 39). Dieser Typus weicht demnach deutlich sowohl von *Ernestiodendron* als auch von sämtlichen Lebachien ab. Der Mehrzahl dieser ähnlicher ist *V. rigida* BRONGN., deren weibliche Zapfen einzeln terminal und aufrecht an ziemlich kurzen, beblätterten Seitensprossen zweiter oder letzter Ordnung stehen (SCHIMPER u. MOUGEOT 1844, Taf. XIV, Abb. 2; HIRMER 1936, p. 64, Textbeilage H, Abb. 1). Die rhät-liassischen Gattungen *Cheirolepis* SCHIMP. und *Hirmeriella* HÖRHAMMER haben nach HÖRHAMMER (1933, pp. 21, 30) terminal an Seitensprossen nicht näher bestimmter höherer Ordnung stehende weibliche Zapfen. Während die weiblichen Zapfen von *Palissyia* ENDL. terminal an kurzen Seitensprossen stehen, die den Laubzweiglein entsprechen (NATHORST 1908, p. 6), dürften die Zapfen von *Stachyotaxus* NATH. (NATHORST loc. cit., p. 12) terminal an Seitensprossen vorletzter Ordnung gestanden haben.

Schon bei den genannten paläozoischen und altmesozoischen Koniferen finden wir also recht variable Verhältnisse in dieser Hinsicht, und noch mehr ist das in bezug auf die weit zahlreicheren rezenten Gattungen der Fall. Allen Koniferen gemeinsam aber ist, daß die weiblichen Zapfen normal niemals am Hauptstamm und nur selten an kräftigeren Zweigen terminal gestellt sind.

Während bei *Lebachia* und *Ernestiodendron* der unter dem eigentlichen Zapfen befindliche Teil der reproduktiven Achse dicht mit Laubblättern besetzt ist, die allmählich in die Brakteen der fertilen Region übergehen, so kommt es unter den rezenten Koniferen manchmal vor, daß dieser entweder nur Schuppenblätter trägt oder sogar nur als nackter Stiel entwickelt ist. Ähnlich *Lebachia* verhält sich unter den rezenten Gattungen besonders *Araucaria* Sect. *Eutacta*, von der *A. columnaris* oben zum Vergleich schon erwähnt wurde (Textabb. 29). Von *A. Cunninghamii* SWEET liegt ein Herbarexemplar vor, welches zeigt, daß die weiblichen Zapfen bei dieser Art im Gipfel eines älteren Baumes etwas anders als an dem in Textabb. 29 photographierten jungen Exemplar von *A. columnaris* gestellt sind. Die Zapfen stehen zwar wie zuvor einzeln, terminal und aufgerichtet an normal beblätterten Seitenzweigen, aber diese sind nicht letzter, sondern vorletzter und vorvorletzter Ordnung, was mit der unregelmäßigeren Verzweigung bei dieser Art überhaupt zusammenhängt.

Unter den rezenten Koniferen haben außer *Araucaria* u. a. die Pinaceen manchmal aufgerichtete Zapfenchachsen zur Zeit der Bestäubung (vgl. aber LANFER 1933, pp. 14 und 17, in bezug auf *Larix* und *Abies*). Nach GOEBEL (1928, p. 1735) wird diese Stellung bei *Abies* und *Larix* beibehalten, während sich bei *Pinus* und *Picea* die Achse nach der Bestäubung abwärts krümmt. Offenbar haben *Lebachia* und *Ernestiodendron* sich in dieser Hinsicht wie *Abies* und *Larix* verhalten.

### Stellung der männlichen Zapfen.

Für die Beurteilung der Stellungsverhältnisse der männlichen Zapfen bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen steht folgendes Material zur Verfügung:

- Lebachia piniformis*  
Taf. V/VI, Abb. 4, 9 (vgl. Textabb. 27 A), 10—13  
„ IX/X, Abb. 11  
„ XXIII/XXIV, Abb. 6  
„ XXV/XXVI, Abb. 3

- Lebachia piniformis* var. *Solmsii*  
Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)

- Lebachia piniformis* var. *magnifica*  
Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 9

- Lebachia Goeppertiana*  
Taf. XLIX/L, Abb. 6

- Lebachia garnettensis*  
Taf. LI/LII, Abb. 19—21

- Lebachia laxifolia*  
Taf. LVII/LVIII, Abb. 7  
„ LXI/LXII, Abb. 7

- Lebachia frondosa*  
Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 12

- Lebachia americana*  
Taf. XCV/XCVI, Abb. 5

- Lebachia hypnoides*  
Taf. XCV/XCVI, Abb. 21  
„ XCVII/XCVIII, Abb. 3  
„ XCIX/C, Abb. 11, 14 (vgl. Textabb. 30 a), 15  
„ CI/CII, Abb. 7, 13  
„ CV/CVI, Abb. 4  
„ CIX/CX, Abb. 3, 5, 26

- Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*  
Taf. CXXIX/CXXX, Abb. 1

- Walchia (Lebachia?) Carpentieri*  
Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 3

- Ernestiodendron filiciforme*  
Taf. CXXXIX/CXXX, Abb. 1 (vgl. Textabb. 31)

- Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*  
Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 6

Im Gegensatz zu dem Verhalten ihrer weiblichen Zapfen stehen die männlichen von *Lebachia* und *Ernestiodendron* stets einzeln terminal an beblätterten, streng zweizeiligen, flankenständigen Seitenzweigen zweiter, d. h. letzter Ordnung. Entweder sind die männliche Zapfen tragenden Zweiglein ausschließlich oder wenigstens vorzugsweise in einer basalwärts verlegten Region des lateralen Sproßsystems entwickelt, wie bei *Lebachia piniformis* mit var. *Solmsii* und wahrscheinlich auch var. *magnifica*, oder die männlichen Zapfen treten längs des ganzen Seitenastes auf, wie bei *Lebachia hypnoides* und *Ernestiodendron filiciforme*. Diese Stellung ist mit der der weiblichen Zapfen terminal an Seitenästen verbunden, während bei *L. piniformis* und ihren Varietäten die männlichen und weiblichen Zapfen übereinstimmend stehen. Beide Flanken der Seitenäste eines fertilen Sproßsystems sind meist übereinstimmend ausgebildet. Nebenbei sei bemerkt, daß naturgemäß keine Schlüsse betreffend Morphologie der Zapfen aus diesen Stellungsverhältnissen gezogen werden können, ebensowenig wie in bezug auf die rezenten Kiefern aus der Tatsache, daß bei ihnen die weiblichen Zapfen normal an Stelle von Langtrieben stehen und die männlichen stets Kurztrieben entsprechen (vgl. GOEBEL 1932, p. 1734).

Bei *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* alternieren die männliche Zapfen tragenden Seitenzweige mit weiblichen Sprossen, indem beide Geschlechter zusammen an ein und demselben lateralen Sproßsystem zu finden sind. In der Regel kommt aber statt dessen eine mehr oder weniger ausgeprägte Alternanz mit vegetativen Seitenzweigen vor, oder eine kurze, zusammenhängende Reihe von Seitenzweigen letzter Ordnung hat an ihren Spitzen je einen männlichen Zapfen erzeugt. Solche Sprosse weichen in ihrem sterilen Teil in der Regel wenig von benachbarten vegetativen Zweiglein ab. Sie sind ganz ähnlich beblättert und weisen dieselbe Dicke der Sprosse (mit den Laubblättern) auf. Nur bei *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* haben die männlichen Seitenzweige im Vergleich mit den vegetativen etwas breitere und stärker aufgerichtete Laubblätter. In den Fällen aber, wo sie auf den Grund der Verzweigungsregion der lateralen Sproßsysteme beschränkt auftreten, sind sie in der Regel kürzer als die darauf folgenden vegetativen Seitenzweige, obwohl die Reduktion ihrer Länge niemals so weit geht wie in bezug auf die weiblichen Seitenzweige der gleichen Art.

Die männlichen Zapfenachsen von *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* sind in der Regel mehr oder weniger hängend<sup>14)</sup>. Ein Vergleich zwischen Textabb. 27 A und Abb. 6, Taf. XXIII/XXIV, zeigt, daß die Abwärtskrümmung bei *L. piniformis* schon früh einsetzt und dann bis zur Reife der Zapfen beibehalten wird. Die verschiedene Reaktion der weiblichen und männlichen Zapfen zeigt besonders instruktiv das in Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII, und Textabb. 28 dargestellte gemischtgeschlechtliche laterale Sproßsystem von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii*.

Von den übrigen oberkarbonischen und unterpermischen Koniferen sind männliche Zapfen noch unbekannt.

In den Stellungsverhältnissen der männlichen Zapfen weichen die Cordaiten von *Lebachia* und *Ernestiodendron* ab. Sie haben nämlich männliche Infloreszenzen, die habituell sowohl als auch im Bau an ihre weiblichen Blütenstände stark erinnern und in ihrer Stellung übereinstimmen. Ich verweise auf meine Ausführungen Seite 100. Wir haben es hier mit einem der auffallendsten Unterschiede zwischen den Cordaiten und den ältesten bekannten Koniferen zu tun, auf den im Zusammenhang mit der Morphologie der männlichen Zapfen zurückzukommen sein wird.

Nur in wenigen Fällen ist die Stellung der männlichen Zapfen bei Koniferen aus dem oberen Perm und dem älteren Mesozoikum bekannt. Bei *Ullmannia* dürften sie terminal an kurzen Seitenzweigen letzter Ordnung gestanden haben (vgl. H. B. GEINITZ 1880, Taf. III, Abb. 2, und SOLMS-LAUBACH 1884, Taf. I, Abb. 9 sowohl

<sup>14)</sup> Das in Abb. 6, Taf. CXLIH/CXLIV, photographierte Exemplar der letztgenannten Konifere mit männlichen Zapfen wurde versehentlich verkehrt orientiert.

als auch Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 10, in der vorliegenden Arbeit), deren basaler Teil einige Laubblätter trägt. *Voltzia elegans* MURCHISON scheint nach einem mir aus der Sammlung der Bergschule in Saarbrücken vorgelegenen Exemplar aufrechte, einzeln endständig an kurzen, normal beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung auftretende männliche Zapfen zu haben. Ähnlich verhält sich *Cheirolepis* (nach HÖRHAMMER 1933, p. 24, und HIRMER 1937, p. 22). Außerdem ist zu erwähnen, daß WILLS (1910, p. 288, Taf. XX) große männliche Zapfen aus der Trias von Worcestershire, England, beschrieben hat, die terminal an kräftigen, beblätterten Achsen stehen. Sie werden von ihm zu *Voltzia* gezogen, erinnern aber auch an diejenigen männlichen Zapfen, die von SCHLÜTER u. SCHMIDT (1927) zusammen mit vegetativen Sproßresten von *Yuccites vogesiacus* SCHIMP. gefunden worden sind. Die Beblätterung der Achsen weicht jedoch bei dieser Konifere ab.

Die besprochenen fossilen Koniferen haben also alle terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte männliche Zapfen. Sie stimmen darin mit einigen rezenten Koniferen überein (vgl. THIBOUT 1896, p. 200), *Araucaria* (vor allem Sect. *Eutacta*), *Sequoiadendron*, *Athrotaxis*, gewisse Cupressaceen u. a. Die bei zahlreichen anderen rezenten Gattungen vorkommende axilläre Stellung der männlichen Zapfen fehlt bei ihnen gänzlich, ebenso jede Gruppierung zu solchen Infloreszenzen, die z. B. bei *Taxodium* oder *Cephalotaxus* zu finden sind. Nach PILGER (1922, p. 9) nähern sich die zusammengesetzten Zweigsysteme gewisser Cupressaceen — bei denen jedes Zweiglein mit einem Zapfen endet, obwohl immer Laubblätter an denselben zwischen den einzelnen Zapfen vorhanden sind — dem Typus eines für die Koniferen primitiven männlichen Sproßsystems. Für diese Auffassung sprechen die Befunde an *Lebachia* und *Ernestiodendron*, deren Ursprünglichkeit nicht in Frage gestellt werden kann. Die oberpermischen und altmesozoischen Koniferen zeigen einen Fortschritt durch Reduktion, indem ihre männlichen Zapfen mehr vereinzelt angelegt werden, obwohl auch bei ihnen blattlose Blütenkurztriebe fehlen. Solche treten erst später in der Geschichte der Koniferen auf.

### Morphologie der weiblichen Zapfen und der Samenanlagen.

Da in einem späteren Kapitel die Morphologie der weiblichen Koniferenzapfen Gegenstand einer umfassenderen Darstellung sein wird, beschränke ich mich hier auf die Erörterung und Zusammenfassung der bei der Untersuchung der ältesten Koniferen aus dem Oberkarbon und dem Rotliegenden gemachten Befunde und verzichte vorläufig auf Vergleiche mit anderen Gattungen.

Material von weiblichen Zapfen aus dem Oberkarbon und dem Rotliegenden liegt in den unten genannten Fällen vor:

#### *Lebachia piniformis*

- Taf. VII/VIII, Abb. 6—11  
 „ IX/X, Abb. 6—10 (vgl. Textabb. 32 f), 13, 16—17  
 „ XI/XII, Abb. 4—7  
 „ XV/XVI, Abb. 1—6, 15—24  
 „ XIX/XX, Abb. 1—20 (vgl. Textabb. 32 a—e), 28—30  
 „ XXI/XXII, Abb. 13—17 (vgl. Textabb. 32 g), 20, 23—26  
 „ XXIII/XXIV, Abb. 8 (vgl. Textabb. 27 B)

#### *Lebachia piniformis* var. *Solmsii*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)

#### *Lebachia piniformis* var. *magnifica*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 10  
 „ XXIX/XXX, Abb. 6—7

Palaeontographica. Bd. LXXXV. Abt. B.

#### *Lebachia parvifolia* (?)

- Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 10

#### *Lebachia Goeppertiana* (?)

- Taf. XLV/XLVI, Abb. 12—14 (vgl. Textabb. 33 a—b), 15

#### *Lebachia garnettensis* (?)

- Taf. LI/LII, Abb. 22—24  
 „ LIII/LIV, Abb. 5, 7—8

#### *Lebachia frondosa*

- Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 10—11



*Lebachia hypnoides*

- Taf. XCVII/XCVIII, Abb. 15—16  
 „ XCIX/C, Abb. 10, 17 (vgl. Textabb. 33 c), 18  
 „ CI/CII, Abb. 2 (vgl. Textabb. 30 b), 9  
 „ CVII/CVIII, Abb. 2, 4, 23—24  
 „ CIX/CX, Abb. 7—10, 15—25 (vgl. Textabb. 33 e)

*Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*

- Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 18  
 „ CXXIX/CXXX, Abb. 2

*Walchiostrobus (Lebachia?) Gothanii*

- Taf. CLI/CLII, Abb. 47—52  
 „ CLIII/CLIV, Abb. 1—3 (vgl. Textabb. 33 g), 4—6  
 (vgl. Textabb. 33 f), 7—10

*Walchiostrobus (Lebachia?) elongatus*

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 6—8 (vgl. Textabb. 33 h)

*Walchiostrobus (Lebachia?) lodevensis*

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 1—3

*Ernestiodendron filiciforme*

- Taf. CXV/CXVI, Abb. 9—11, 19—21  
 „ CXVII/CXVIII, Abb. 19—21 (vgl. Textabb. 36 b), 22  
 „ CXIX/CXX, Abb. 1—7 (vgl. Textabb. 36 a), 22—24

*Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*

- Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 2—5 (Textabb. 34 b—g)

*Walchia (Ernestiodendron?) germanica*

- Taf. CXLVII/CXLVIII, Abb. 11  
 „ CXLIX/CL, Abb. 1, 2 (vgl. Textabb. 35 f), 3 (vgl. Textabb. 35 e), 4—13 (vgl. Textabb. 35 a—d), 14  
 (vgl. Textabb. 35 c), 15 (vgl. Textabb. 35 a), 16  
 (vgl. Textabb. 35 b)

*Walchiostrobus (Ernestiodendron?) jasciculatus*

- Taf. CLIII/CLIV, Abb. 11—15 (vgl. Textabb. 34 a), 16—18

*Walchiostrobus spec.*

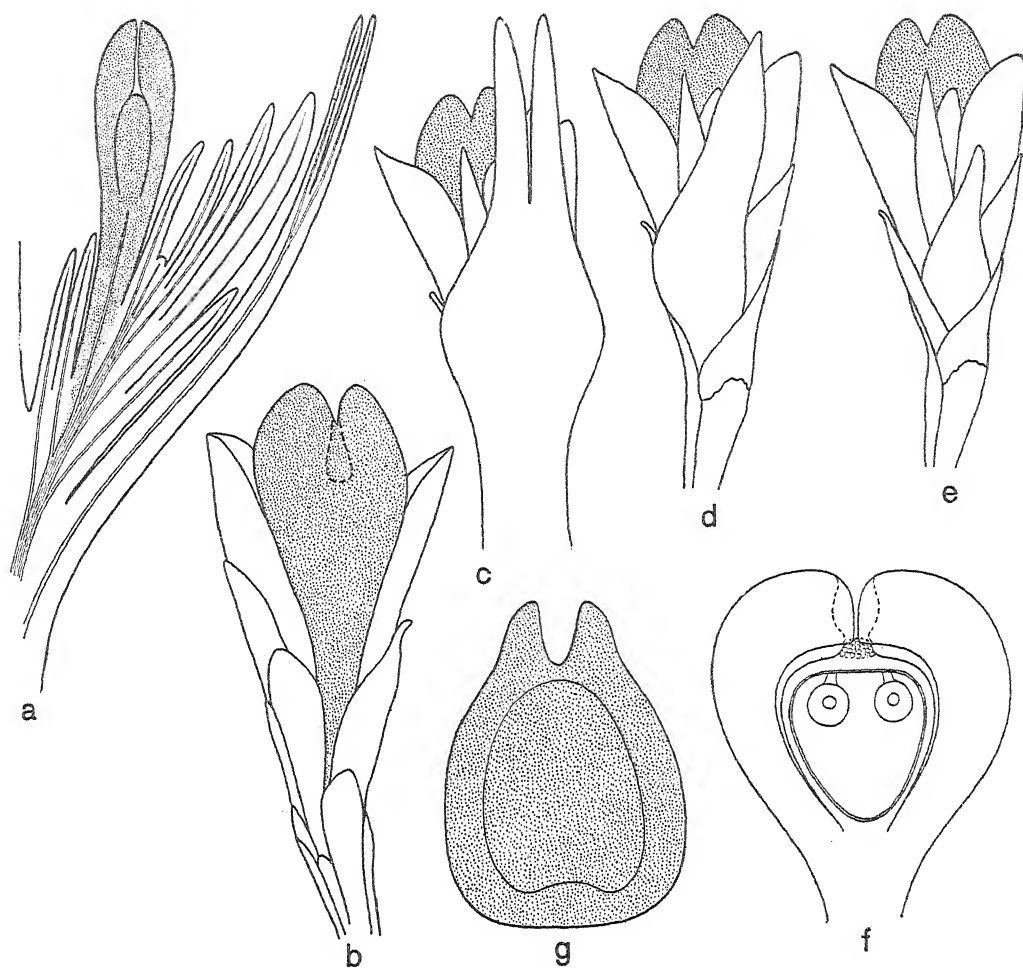
- Taf. CLIII/CLIV, Abb. 19—20 (vgl. Textabb. 34 h), 21—27  
 „ CLV/CLVI, Abb. 4—5, 9—10  
 „ CLXIII/CLXIV, Abb. 3—4 (vgl. Textabb. 34 i)

Zwei Haupttypen von weiblichen Zapfen können, soweit bekannt, bei den ältesten Koniferen unterschieden werden, und zwar der *Lebachia*-Typus und der *Ernestiodendron*-Typus. Jener ist für die Arten der Gattung *Lebachia* und die höchstwahrscheinlich mit ihnen am nächsten verwandten *Walchia*-Arten bezeichnend, während der *Ernestiodendron*-Typus für *Ernestiodendron filiciforme* und den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten charakteristisch ist.

Die weiblichen, mehr oder weniger geschlossenen Zapfen vom *Lebachia*-Typus sind ellipsoidisch bis walzenförmig. Ihre Hauptachse trägt zahlreiche, spiralig angeordnete, allseitswendige, abgeflachte und herablaufende, nicht-verholzte Tragblätter (Brakteen, Deckschuppen), die an ihrer Spitze gegabelt (*Gomphostrobus*) sind. Eine Übergangsregion zwischen diesen und den Laubblättern ist meist vorhanden. Die Abflachung der Tragblattspreite ist in ihrem mittleren Teil besonders ausgeprägt. Die Tragblattzipfel dagegen dürften in der Regel weniger in der Spreitenebene abgeflacht, sondern im Querschnitt etwa dreieckig und mit je einer Fläche einander opponiert sein (vgl. z. B. Abb. 19 und 41, Taf. CLI/CLII). Die einzige mediane Ader der Spreite gabelt sich distalwärts und sendet je einen Zweig in die Tragblattzipfel. In relativer Größe und Ausbildung sind die Tragblätter verschiedener Lebachien einander ähnlich.

In jeder Tragblattachsel steht ein radiärer oder nur wenig abgeflachter fertiler Kurztrieb, Samenschuppenkomplex, der vom Tragblatt etwas überragt wird, es aber an Masse wesentlich übertrifft. Er besteht aus einer kurzen Achse mit spiralig angeordneten, aufrecht-abstehenden, breit herablaufenden Schuppen. Die Zahl dieser Schuppen ist bei verschiedenen Arten verschieden. Bei *Lebachia piniformis* beträgt sie etwa 14. In der Regel ist nur eine einzige etwa mediane Schuppe, und zwar auf der der Abstammungsachse zugekehrten Seite des Samenschuppenkomplexes fertil und trägt eine stets aufrechte Samenanlage als direkte Fortsetzung ihrer basalen Partie (Samenschuppe). Alle übrigen Schuppen sind steril.

Die *Lebachia*-Zapfen zeigten offenbar keine stärkere Verholzung und auch keinen gesteigerten Zusammenschluß ihrer Tragblätter während des Heranreifens. In älteren Zapfen stehen diese nicht dichter zusammen als in jüngeren. Ihre Ränder sind aber in der basalen Region schon von einem frühen Stadium an durch haarähnliche Anhängsel aneinandergefügt.



Textabb. 32. Samenschuppenkomplex (fertiler Kurztrieb) in der Achsel eines Tragblattes (Braktee, Deckschuppe),  
Samenanlage und Same von *Lebachia piniiformis*.

- a. Wiederherstellungsbild eines achselständigen Samenschuppenkomplexes im medianen Längsschnitt. — 8,5/1.
- b. Samenschuppenkomplex von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 10—11). — 10/1.
- c. Die der Abstammungsachse abgekehrte Seite desselben Samenschuppenkomplexes in der Achsel des gegabelten Tragblattes (*Gomphostrobus*) (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 4—5). — 8,5/1.
- d. Desgleichen nach Entfernen des Tragblattes (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 6—7). — 8,5/1.
- e. Desgleichen nach Entfernen des Tragblattes und einer dieser zunächst gelegenen sterilen Schuppe aus dem Samenschuppenkomplex (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 8—9). — 8,5/1.
- f. Wiederherstellungsbild einer Samenanlage (vgl. Taf. IX/X, Abb. 10, und Taf. XIX/XX, Abb. 11). — 15/1.
- g. Same (vgl. Taf. XXI/XXII, Abb. 17). — 8,5/1.

Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert (ausgenommen in f).

Das Wiederherstellungsbild von *Lebachia piniformis* in Textabb. 32 *a*, das auf dem nach der Natur gezeichneten Abbildungen in Textabb. 32 *b—e* gegründet ist, zeigt die Kurztriebachse mit ihren Schuppen in der Achsel des gegabelten Tragblattes. Die einzige fertile Schuppe befindet sich auf der Hinterseite des Samenschuppenkomplexes und nimmt eine mit der der benachbarten sterilen Schuppen übereinstimmende Stellung ein. Diese und die fertile Schuppe sind die kräftigsten am ganzen Kurztrieb und gehören einer etwas unterhalb der Spitze der Kurztriebachse gelegenen Region an. Basalwärts nehmen die Schuppen an Größe rasch ab, aber auch die jüngsten von ihnen an der Achsenspitze sind kürzer, schmaler und dünner als die fertile Schuppe mit ihren unmittelbaren Nachbarn. Zwischen der fertilen Schuppe und der Basis befinden sich also bei *Lebachia piniformis* auf der Hinterseite des Kurztriebs einige sterile Schuppen. Besonders wichtig ist, daß die fertile Schuppe nicht aus der Achsel einer der sterilen entspringt, sondern selbständig ist und zusammen mit den sterilen eine einzige durchgängige Spirale um die Achse bildet. Außerdem ist zu bemerken, daß die fertile Schuppe unterhalb der Samenanlage sowie die größeren sterilen Schuppen nicht sehr abgeflacht, sondern beträchtlich dick sind, was aus Abb. 11, Taf. XIX/XX ersichtlich ist. In ein paar Fällen befanden sich bei *Lebachia piniformis* anscheinend Kurztriebe mit zwei Samenschuppen, sie waren aber offenbar sehr selten.

Das einfache Integument der Samenanlage geht direkt aus der Schuppe hervor, zeigt also keine Abgrenzung gegen ihre basale Partie und hat eine ziemlich tiefe Mikropyle. Die fertile Schuppe erscheint also an der Spitze gegabelt und weicht dadurch, sowie durch ihre keulenförmige Gestalt und ihre Dicke im distalen Teil von den sterilen ab. Offenbar ist sie aber breiter als dick und somit transversal etwas abgeflacht.

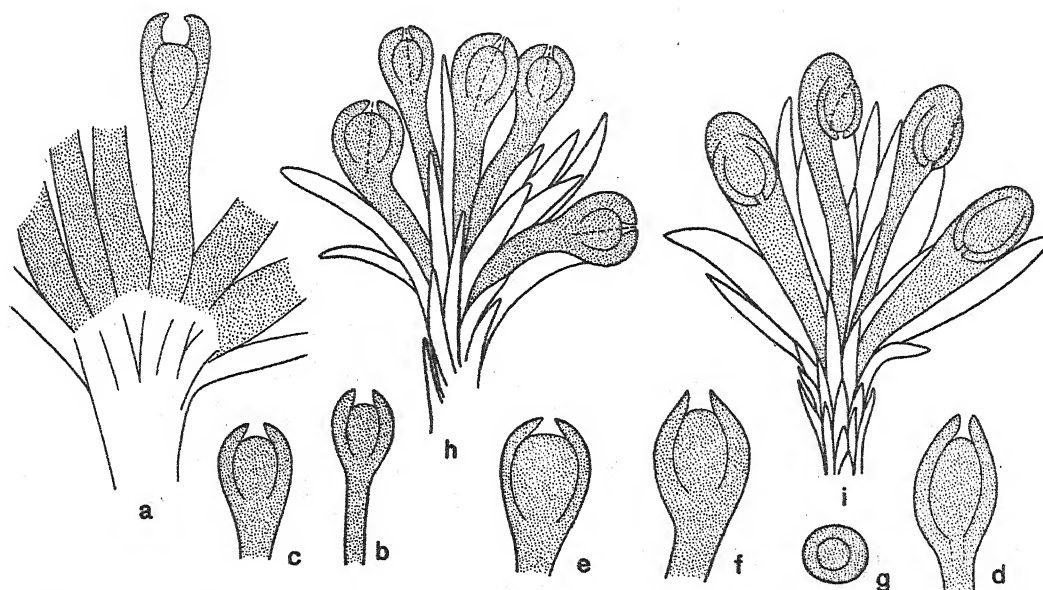
Der fertile Kurztrieb von *Lebachia piniformis* wurde soeben als radiär gebaut gekennzeichnet. Es besteht wohl kein Zweifel, daß dies im großen ganzen zutrifft. Berücksichtigen wir aber eingehend die Ausbildung der um die Achse gleichmäßig verteilten Schuppen selbst, so ist schon hier Dorsiventralität angebahnt, vor allem durch die fixierte Stellung der Samenschuppe auf der der Abstammungsachse zugekehrten Seite des Kurztriebs.

Unter den Lebachien und den mit ihnen am nächsten verwandten *Walchia*-Arten ist *Lebachia piniformis* hinsichtlich der Morphologie der weiblichen Zapfen bei weitem am besten bekannt. Es ist mir aber im Zusammenhang mit dem Herausarbeiten des allgemeinen Teils der Monographie in einigen weiteren Fällen gelungen, ein allem Anschein nach im wesentlichen zuverlässiges Bild vom Zapfenbau zu erhalten. Ich ging dabei in der Weise vor, daß das zu den Tafeln der speziellen Hefte verwendete Negativmaterial mit Hilfe eines von der Firma Müller & Wetzig in Dresden gelieferten Vergrößerungsapparats aufs neue eingehend durchgeprüft wurde. Es zeigte sich in einzelnen Fällen dabei, daß zuvor übersehene Einzelheiten hervortraten, die Wiederherstellungsbilder ermöglichen. Es gilt dies für *Lebachia Goeppertiana*, *L. hypnoides* und *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *elongatus* — auch diese Zapfenart zeigt Beziehungen zu *Lebachia* (vgl. S. 265) —, während *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* schon im speziellen Teil Gegenstand einer eingehenden Darstellung gewesen ist. Als Unterlage dieser und der im folgenden reproduzierten Wiederherstellungsbilder dienten mit Hilfe des genannten Apparates auf Bromsilberpapier aufgenommene Vergrößerungen der entsprechenden Negative.

Die Wiederherstellungsbilder in Textabb. 33 *a* und *b* gehören zu ein und demselben Zapfen von *Lebachia Goeppertiana*. In der Achsel von etwas überragenden, gegabelten Tragblättern befindet sich je ein Samenschuppenkomplex, der aus büschelförmig angeordneten sterilen Schuppen und einer einzigen Samenschuppe hinten in der Mediane besteht. Im Vergleich mit den Samenschuppenkomplexen von *L. piniformis* sind die sterilen Schuppen hier zahlreicher und weiter herablaufend, wozu kommt, daß die fertile Schuppe weiter basalwärts ausgeht und keine ihre Basis teilweise überdeckenden sterilen Schuppen an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite aufweist. Sonst stimmen die Verhältnisse in den beiden Fällen miteinander nahe überein.



Textabb. 33. a-b. *Lebachia Goepfertiana*: Samenschuppenkomplexe in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. XLV/XLVI, Abb. 12). — 4,6/1.  
 c-e. *Lebachia hypnoides*: c. Samenschuppenkomplexe in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 17, und Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 1). — 4,6/1. d. Steriler Teil eines Samenschuppenkomplexes von der der Abstammungsachse abgekehrten Seite gesehen, nach Entfernen des Tragblattes (vgl. Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 2-3). — 4,6/1. e. Same (vgl. Taf. CIX/CX, Abb. 24-25). — 3,4/1.  
 f-g. *Walchiostrobus (Lebachia?) Gothardii*: Samenschuppenkomplexe in verschiedenen Altersstadien, in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 6 bzw. Abb. 3). — 4,6/1.  
 h. *Walchiostrobus (Lebachia?) elongatus*: Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes in der Achsel eines Tragblattes vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. CLV/CLVI, Abb. 8). — 4,6/1.  
 Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.



Textabb. 34. a. *Walchiostrobus (Ernestiodendron?) fasciculatus*: Samenschuppenkomplex, von der Hinterseite gesehen (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 14). — 4,5/1.  
 b-g. *Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*: Samenanlagen in etwas verschiedenen Altersstadien, in g von der Mikropyle aus gesehen (vgl. Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 3-4). — 5/1.  
 h. *Walchiostrobus* spec.: Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen, mit mutmaßlich aufrechten Samenanlagen (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 20). — 4,5/1.  
 i. *Walchiostrobus* spec.: Samenschuppenkomplex von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen, mit umgewendeten Samenanlagen (vgl. Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 4). — 4,5/1.  
 Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.







Textabb. 35. Wiederherstellungsbilder einiger Samenschuppenkomplexe von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica*, die in der Achsel von gegabelten Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ stehen (vgl. Taf. CXLIX/CL, Abb. 15, 16, 14, 13, 3 und 2). – 4,5/1.  
Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.



Textabb. 33 c zeigt ein Wiederherstellungsbild von zwei in der Achsel von überragenden, gegabelten Tragblättern stehenden Samenschuppenkomplexen, die zu einem Zapfen von *Lebachia hypnoides* gehören. Diese fertilen Kurztriebe erinnern stark an die von *L. Goepertiana*, nur sind die sterilen Schuppen weniger zahlreich und die von ihnen gebildeten Büschel etwas abgeflacht (vgl. Textabb. 33 d sowie Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 2—3). *L. piniformis* und *L. hypnoides* veranschaulichen in genannter Hinsicht zwei innerhalb des *Lebachia*-Zapfentyps vorhandene Extreme, die offenbar nirgends überschritten wurden. Bei *L. piniformis* zeigt der Samenschuppenkomplex mit seiner Achse im großen ganzen radiären Bau — wenn von den Einzelheiten in der Ausbildung der Schuppen abgesehen wird —, während bei *L. hypnoides* unter Beibehaltung der schraubigen Stellung der Schuppen der ganze Samenschuppenkomplex etwas abgeflacht ist. Es ist anzunehmen, daß die Leitbündelanordnung von einer so verhältnismäßig schwachen Abflachung nicht nennenswert beeinflußt war. Was die Bildung der Samenschuppen an der Kurztriebachse betrifft, so dürfte man in Analogie mit der Unterscheidung von akrotonen, mesotonen und basitonen Sporophyllen unter den Farnen (GOEBEL 1930, p. 1241) bei *L. piniformis* von mesotonen und bei *L. Goepertiana* und *L. hypnoides* von basitonen Samenschuppenkomplexen sprechen können.

Die oben genannten *Walchiostrobus*-Arten ähneln einander im Zapfenbau sehr und stehen der *Lebachia piniformis* offenbar nahe. Auch bei ihnen stehen die Samenschuppenkomplexe in der Achsel von überragenden, gegabelten Tragblättern und zeigen einen etwa radiären, azyklischen Bau. Die Kurztriebachse trägt weit zahlreicher sterile Schuppen als die bei *L. piniformis*, aber nur eine Samenschuppe, die mit einer aufrechten Samenanlage endet. Textabb. 33 f und g zeigen zwei verschiedene Altersstadien in der Entwicklung des Samenschuppenkomplexes von *Walchiostrobus Gothanii*. Bei dieser Art befinden sich einige sterile Schuppen unterhalb der Samenschuppe auch auf der Hinterseite, während die Samenschuppe von *Walchiostrobus elongatus* etwas weiter basalwärts verschoben zu sein scheint.

Die an den Zapfen vom *Lebachia*-Typ gewöhnliche Wachstumsbegrenzung war nicht unabänderlich. In Einzelfällen (vgl. Taf. LIII/LIV, Abb. 5) trifft man nämlich an Seitenachsen dritter Ordnung durchgewachsene Zapfen, die sich also in dieser Beziehung ähnlich wie z. B. gewisse rezente Fichten- und Lärchenzapfen verhalten haben.

Die weiblichen Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typus sind mehr oder weniger locker und walzenförmig. Ihre Hauptachse trägt zahlreiche, spiralig angeordnete, allseitswendige, abstehende bis gespreizte, abgeflachte und nicht-verholzte Tragblätter (Deckschuppen, Brakteen), die wahrscheinlich stets an ihrer Spitze gegabelt (*Gomphostrobus*) sind. (Für *Ernestiodendron filiciforme* selbst kann man diese Gabelung nur vermuten, da die Tragblattspitzen nirgends gut erhalten sind.) In der äußeren Morphologie und der Aderung stimmen diese Tragblätter mit denen der Lebachien überein.

In jeder Tragblattachsel steht ein fertiler, mehr oder weniger abgeflachter und fächerförmiger Kurztrieb, ein Samenschuppenkomplex, der entweder etwa die Länge des Tragblattes erreicht oder sie sogar etwas überragt oder auch von ihr mehr oder weniger überragt wird, aber sie an Masse stets wesentlich übertrifft. Er besteht aus einer kurzen Achse, die zahlreiche bis wenige, ursprünglich offenbar spiralig angeordnete, aufrecht-abstehende und breit herablaufende Schuppen trägt. Die Zahl dieser Schuppen ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Bei gewissen Formen (siehe Textabb. 34 h und i) beträgt sie wenigstens 20—30, während *Ernestiodendron filiciforme* (Textabb. 36 a) nur etwa 3—5 Schuppen je Samenschuppenkomplex aufweist. Bei den mit zahlreichen Schuppen ausgerüsteten Formen trägt jeder Samenschuppenkomplex etwa 4 bis 6 kräftige Samenschuppen, während die übrigen steril bleiben. Diese sterilen Schuppen sind in der basalen Region klein, werden aber distalwärts breiter und vor allem länger, ohne jedoch die Größe der fertilen zu erreichen. Bei *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* sind die sterilen Schuppen fast verschwunden. Nur ver-

einzelnt können sie noch hier und da festgestellt werden (Textabb. 35 *a—b*). *Ernestiodendron filiciforme* verhält sich ebenso. Die Zahl der Samenschuppen beträgt bei der letztgenannten Art etwa 3—5, schwankt aber bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* wahrscheinlich zwischen 3 und 7 (Textabb. 35). Jede Samenschuppe trägt als direkte Fortsetzung ihrer basalen Partie eine terminale Samenanlage, die entweder aufrecht [z. B. bei *Ernestiodendron filiciforme* und *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii*] oder auch umgewendet ist [z. B. bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica*]. Die Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typ zeigten wahrscheinlich keine stärkere Verholzung und auch keinen Zusammenschluß der Tragblätter während des Heranreifens.

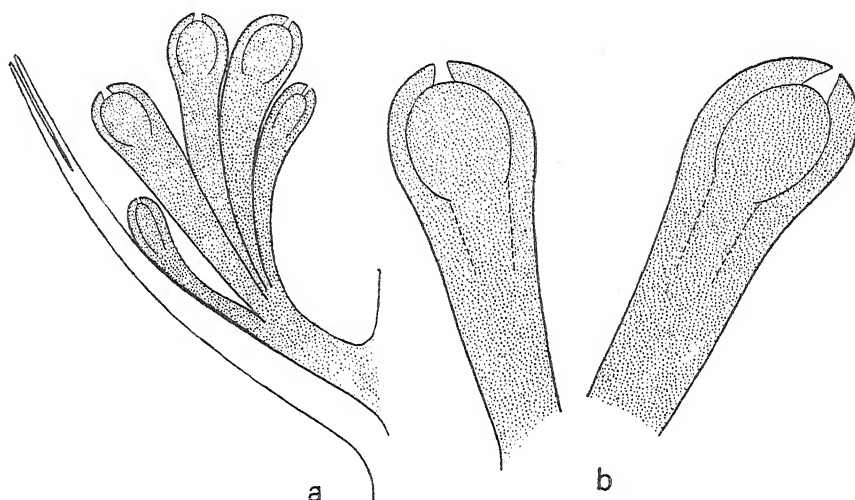
Das einfache Integument der transversal etwas abgeflachten Samenanlage geht direkt aus der Samenschuppe hervor, weist also keine Abgrenzung gegen ihre basale Partie auf, und besitzt eine meist untiefe Mikropyle.

Textabb. 34 *a* zeigt einen abgeflachten Samenschuppenkomplex von *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* mit unvollständig erhaltenen Schuppen, von denen etwa 5—6 kräftigere — wahrscheinlich alle fertil — der distalen Region des Kurztriebes angehören, während die weit zahlreicheren und kleineren sterilen vorzugsweise basalwärts zu finden sind (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 12—14). Die letztgenannten sind offenbar spiralig gestellt. Es liegt keine Veranlassung vor, die entsprechende Stellung der fertilen Schuppen zu bezweifeln (vgl. unten). Die Samenschuppen haben je eine aufrechte Samenanlage als direkte Fortsetzung der etwas abgeflachten, basalen Region zu tragen. In der speziellen Darstellung (S. 265) habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* die weiblichen Zapfen von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* darstellen könnte. Damit steht auch im Einklang, daß die Samenanlagen, wie sich jetzt herausgestellt hat, bei beiden aufrecht sind, während diese sonst bei den Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typ ihre Mikropyle bisweilen gegen die Basis des Samenschuppenkomplexes richten. Aus den in Abbildungen 3—4, Taf. CXLV/CXLVI, photographierten Zapfen von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* habe ich die in Textabb. 34 *b—g* dargestellten verschiedenaltigen Samenanlagen gezeichnet (vgl. auch Abb. 5, Taf. CLXVII/CLXVIII), ohne aber den Bau eines einzigen Samenschuppenkomplexes ganz aufklären zu können.

Unter *Walchiostrobus* spec. *a* habe ich im speziellen Teil (S. 266) drei isolierte Samenschuppenkomplexe aus dem thüringischen Rotliegenden zusammengebracht. Habituell sind sie einander ähnlich und stimmen alle mit *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* darin überein, daß außer den kräftigen Samenschuppen mehrere, meist weit kleinere, basalwärts an Größe abnehmende sterile Schuppen vorhanden sind. Über die Richtung der Samenanlagen habe ich mich in der speziellen Darstellung nicht geäußert, da ich damals zu keiner bestimmten Auffassung kommen konnte. Ich habe aber diese Exemplare kürzlich noch einmal und noch eingehender geprüft und glaube annehmen zu können, daß wenigstens das eine von ihnen (Textabb. 34 *i*) umgewendete Samenanlagen besitzt. Es sind hier 4 Samenschuppen vorhanden, die eine mit derjenigen der sterilen Schuppen übereinstimmende Stellung zeigen und einer mittleren Region des Samenschuppenkomplexes angehören. Der Komplex ist also hier wie auch wahrscheinlich bei *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* mesoton (obwohl dies im letzteren Falle an den Abbildungen nicht deutlich hervortritt). Das gleiche gilt für den in Textabb. 34 *h* gezeichneten Samenschuppenkomplex (vgl. Abb. 20, Taf. CLIII/CLIV); aber in diesem Falle scheinen die Samenanlagen aufrecht zu sein. Ganz sicher läßt sich das allerdings nicht ausmachen, und das genannte Wiederherstellungsbild ist daher als etwas hypothetisch zu betrachten. Wenn die Samenanlagen hier aufrecht wären, schließe sich der betreffende Samenschuppenkomplex dem von *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* nahe an, während der in Textabb. 34 *i* dargestellte, wie wir sehen werden, als eine Übergangsform zwischen beiden und dem von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* bezeichnet werden kann.

Während die bisher besprochenen Zapfenformen vom *Ernestiodendron*-Typ durch Samenschuppenkomplexe gekennzeichnet sind, die zwar abgeflacht sind, aber ihre Sproßnatur auch äußerlich klar hervortreten

lassen, so folgen jetzt einige Fälle, in denen die Samenschuppenkomplexe noch stärker abgeändert sind und nur noch einzelne oder gar keine sterilen Schuppen mehr aufweisen. Es gilt dies für *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* und *Ernestiodendron filiciforme*, zwei Arten, die einander allem Anschein nach nahe stehen, aber doch in gewissen Merkmalen, u. a. in der Durchschnittszahl der Samenanlagen je Samenschuppenkomplex und in der Orientierung der Samenanlagen, voneinander verschieden sind. Textabb. 35 zeigt einige Samenschuppenkomplexe der erstgenannten Konifere mit einer innerhalb gewisser Grenzen variierenden Anzahl von Samenschuppen und wenigen oder fehlenden sterilen Schuppen. Textabb. 36 *a* stellt ein Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes von *Ernestiodendron filiciforme* dar, mit vermutlich 5 Samenschuppen aber ohne sterile Schuppen. In anderen Fällen scheinen jedoch auch bei dieser Art einzelne sterile Schuppen vorhanden zu sein.



Textabb. 36. Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes und einzelner Samenschuppen von *Ernestiodendron filiciforme*.

- a.* Samenschuppenkomplex in der Achsel eines vermutlich gegabelten Tragblattes (vgl. Taf. CXIX/CXX, Abb. 7). — 4,3/1.  
*b.* Zwei Samenschuppen aus einem anderen Samenschuppenkomplex (vgl. Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 21). — 6,3/1.  
 Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.

Für die Samenschuppenkomplexe der beiden zuletzt erwähnten Koniferen bezeichnend ist außerdem die starke Abflachung, die ihren Charakter als Kurztriebe weniger klar als in den zuvor besprochenen Fällen hervortreten läßt. Aus den oben mitgeteilten Tatsachen über den Bau der fertilen Kurztriebe einiger *Walchiostrobus*-Formen geht aber hervor, daß jene am nächsten aus ihnen (vgl. Textabb. 34 *h* und *i*) abzuleiten sind und nur noch stärker reduzierte und abgeänderte Kurztriebe darstellen. Diese bleiben auch hier von den Tragblättern, den Brakteen, frei. Es fand also kein interkalares Wachstum einer beiden gemeinsamen Zone statt, durch welches der Samenschuppenkomplex emporgehoben wäre. Es hat den Anschein, als ob die Spitze der Kurztriebachse hier im Zusammenhang mit der Bildung der Samenschuppen beinahe oder vielleicht gänzlich aufgebraucht wäre. Wie dem auch sei, muß man jedoch annehmen, daß ein Vegetationspunkt in den ersten Entwicklungsstadien des Samenschuppenkomplexes tätig gewesen ist, aus dem die Schuppen ausgebildet wurden. Die letztgenannten biegen bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* an ihrer Spitze gegen die Abstammungsachse um — gleichwie daher allem Anschein nach bei der in Textabb. 34 *i* dargestellten



*Walchiostrobus*-Form — und tragen also die Samenanlagen auf der Hinterseite des Kurztriebs, während *Ernestiodendron filiciforme*, wie erwähnt, aufrechte Samenanlagen besitzt. Beide sind durch akrotone Samenschuppenkomplexe gekennzeichnet.

Durchwachsene weibliche Zapfen kommen auch bei *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXV/CXVI, Abb. 9) und *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* (Taf. CXLIX/CL, Abb. 13) vor.

Aus allem ist ersichtlich, daß die Untersuchung der weiblichen Zapfen bei den ältesten bekannten Koniferen außerordentlich interessante Gestaltungsverhältnisse ans Licht gebracht hat. Sie bestätigt zunächst, daß innerhalb dieser Gymnospermengruppe die Zapfenform eine ursprüngliche Gestaltung der weiblichen Reproduktionsorgane darstellt (vgl. GOEBEL 1932, p. 1749), d. h. Tragblätter und Samenschuppenkomplexe sind von vornherein zu einem mehr oder weniger geschlossenen Zapfen zusammengefaßt. Wenn eine „Blüte“ rein morphologisch als Sproß begrenzten Wachstums, welcher die an der geschlechtlichen Fortpflanzung beteiligten, mehr oder weniger abgeflachten Gebilde trägt, definiert wird (vgl. GOEBEL 1932, p. 1728, und ENGLER 1926, p. 1), so stellen die axillären Kurztriebe oder Samenschuppenkomplexe bei den ältesten bekannten Koniferen eben Blüten und folglich ihre Zapfen Blütenstände dar. Die Samenschuppen können als Makrosporophylle bezeichnet werden, wenn nur nicht damit die Vorstellung verbunden wird, daß sie phylogenetisch aus Laubblättern entstanden wären. Darauf wird in einem späteren Kapitel zurückzukommen sein.

Das zutage gebrachte Zapfenmaterial veranschaulicht, obwohl es nicht sehr reich ist, eine gewisse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Samenschuppenkomplexe. Der *Lebachia*-Typ ist durch nicht oder nur wenig abgeflachte, also radiär oder fast radiär gebaute, mesotone bis basitone fertile Kurztriebe charakterisiert, die zahlreiche sterile Schuppen, aber nur eine einzige (oder ausnahmsweise zwei) fertile besitzen. Die Samenschuppen entsprechen der Stellung nach den sterilen Schuppen, d. h. sämtliche Schuppen folgen aufeinander in kontinuierlicher Spirale. Die Samenanlagen sind terminal gestellt und stets aufrecht. Demgegenüber zeichnet sich der *Ernestiodendron*-Typ durch mehr oder weniger abgeflachte, mesotone bis vorzugsweise akrotone fertile Kurztriebe aus, die nur wenige oder gar keine sterilen Schuppen, aber drei bis mehrere Samenschuppen tragen. Die Samenanlagen sind auch hier terminal gestellt und atrop, aber entweder aufrecht oder auch umgekehrt. Eine Sproßachse kommt bei den Samenschuppenkomplexen des *Lebachia*-Typs deutlich zur Ausbildung, während sie bei denen des *Ernestiodendron*-Typs mehr oder weniger verschleiert wird. Jener Typ ist der primitivere, wenn man von der Reduzierung auf nur eine Samenanlage absieht, dieser in mehrerer Hinsicht abgeleitet, da bei zu ihm gehörenden Formen Änderung im Symmetriecharakter des Kurztriebes, stärkere Reduktion und früheres Sistieren der Sproßachsenentwicklung, Verminderung der Zahl der sterilen Schuppen und Umkehrung der Samenanlagen festzustellen sind. Diese Spezialisierungen des *Ernestiodendron*-Typs sind aber nicht bei jeder Art in gleichem Maße vorhanden. Eine gewisse Mannigfaltigkeit ist statt dessen nachgewiesen, die Übergänge — außer in bezug auf die Zahl der Samenanlagen — zum *Lebachia*-Typ einschließt und gegenüber den einheitlicheren Verhältnissen innerhalb dieses Typs auffällt. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die radiären oder fast radiären Samenschuppenkomplexe von *Lebachia* mit den abgeflachten von *Ernestiodendron* vollkommen homolog sind. Das gleiche gilt von den Seitenorganen der fertilen Kurztriebe, den Samenschuppen und den sterilen Schuppen, die die gleiche Stellung an der Kurztriebachse einnehmen. Gegenüber der Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Samen-

schuppenkomplexe bei den ältesten Koniferen kontrastiert die Einförmigkeit im Aussehen ihrer Tragblätter oder Brakteen (Deckschuppen, Deckblätter), die allem Anschein nach stets dem *Gomphostrobus*-Typ angehören.

Die Samenanlagen der ältesten bekannten Koniferen sind bilateral-symmetrisch. Obwohl bisweilen umgekehrt, haben sie eine atrope Gestalt — d. h. eine in ihrer Achse von der Basis zur Mikropyle gezogene Linie verläuft gerade — und ein einfaches Integument, das ohne Abbruch in die basale sterile Partie der Samenschuppe übergeht und offenbar aus zwei flankenständigen, durch das Wachstum des unterliegenden Gewebes verwachsenen Hälften besteht. Von Interesse ist, daß das Integument bei mehreren rezenten Koniferen aus zwei halbmondförmigen Höckern zu beiden Seiten der Nuzellusanlage entsteht, welche sich dann dadurch, daß das darunterliegende Gewebe wächst, zu einem den Nuzellus umgebenden Wulst vereinigen (vgl. SCHNARF 1937). Das Integument bleibt aber manchmal längere Zeit zweilippig. Die Samen von *Lebachia* sind platyspermisch und im Querschnitt elliptisch oder linsenförmig, ferner in der Flächenansicht etwa oval sowie an der Basis abgerundet oder schwach ausgerandet. Am Scheitel sind sie bisweilen ausgerandet, an den Flanken von einem schmalen, von der Sarkotesta gebildeten Saum oder „Flügel“ berandet, aber an der Oberfläche weder gerippt, noch gestreift sondern eben. Textabb. 32 g zeigt einen abgelösten Samen von *Lebachia piniformis* und Textabb. 33 e einen noch nicht abgelösten von *L. hypnoides*. Das Freiwerden der Samen erfolgte allem Anschein nach durch eine Trennungsschicht im distalen Teil der mehr oder weniger abgeflachten Samenschuppe.

Über den inneren Bau der Samenanlage sei endlich folgendes erwähnt, das sich aber hauptsächlich nur auf der Untersuchung von *Lebachia piniformis* gründet. Textabb. 32 f stellt das Wiederherstellungsbild einer Samenanlage dieser Konifere dar, bei deren Zeichnung Abb. 10, Taf. IX/X, und Abb. 11, Taf. XIX/XX, berücksichtigt worden sind. Die Samenanlage ist krassinuzellat. Innerhalb des Integumentes folgt zunächst der kappenförmige Nuzellus und dann der durch eine derbe Makrosporenmembran abgegrenzte weibliche Gametophyt, beide von derselben allgemeinen Gestalt wie die ganze Samenanlage. Nuzellus und Integument dürften am chalazalen Ende nur zu einem kleineren Teil miteinander vereinigt gewesen sein. Daher erweckt die Samenanlage von *Lebachia* einen primitiven Eindruck (vgl. SCHNARF 1933, p. 30, und 1937, p. 6). Der Nuzellus ist ferner ganz vom Integument umschlossen. Sein Scheitel ist als Pollenkissen ausgebildet, d. h. er zeigt große, blasig aufgetriebene Zellen und diente als „Narbe“ zum Empfang des Pollens. Die Mikrosporen dürften durch sekretorische Tätigkeit dieser stark turgeszenten Zellen an der Nuzellusspitze festgehalten und zur Keimung gebracht worden sein. Da die Pollenkammer fehlt, kann man vermuten, daß die männlichen Gameten unbeweglich waren, und daß sie durch Pollenschläuche übertragen wurden, welche sich wohl, wie bei allen rezenten Gymnospermen mit Ausnahme der Cycadaceen und Ginkgoaceen, an der Spitze geöffnet haben. Am mikropylaren Ende des Gametophyten liegen zwei einzelne, also von Prothalliumgewebe umgebene und eine eigene Deckschicht besitzende, etwas eingesenkte kugelige Archegonien (Pinaceen-Typus von GOEBEL 1932, p. 1806) in einiger Entfernung voneinander. Diese polare Anordnung wird von GOEBEL gegenüber der apolaren oder zerstreuten als ursprünglich betrachtet. In der Mitte jedes Archegons tritt ein wahrscheinlich kugeliges Gebilde sehr schwach hervor, das man als Eikern deuten könnte. Das Material läßt aber keine diesbezügliche Entscheidung zu. Irgendwelche Auswüchse des Integumentes an der Mikropyle fehlen, und dies ist also eine Röhrenmikropyle (GOEBEL loc. cit., p. 1813).

Man hat aus gutem Grunde allgemein angenommen, daß die platyspermischen Samen des Paläozoikums zum größeren Teil den Cordaiten, zum kleineren aber den Pteridospermen und den ältesten Koniferen angehört haben. Diese Annahme hat hier ihre Bestätigung gefunden. Die Samen der in der vorliegenden Arbeit behandelten Koniferen fallen unter *Cordaicarpus* und eventuell *Samaropsis*, zwei künstliche, nichtversteinertes Material umfassende Gattungen. Was den inneren Bau betrifft, so ähneln sie gewissen echtversteinerten

*Cardiocarpus*-Samen, die gleichfalls zwei voneinander getrennte Archegonien am mikropylaren Ende des Gametophyten aufweisen. Bei *Cardiocarpus* ist aber eine Pollenkammer und außerdem ein eigentümlicher Auswuchs des Prothalliums in der Mikropylarregion zwischen den Archegonien (sog. „tent-pole“) vorhanden, die den *Lebachia*-Samen fehlen. Der Verlauf der Leitbündel im Samen ist betreffs *Lebachia* noch unbekannt.

Bilateral-symmetrische Samen mit schmalem Saum an den Flanken finden sich auch bei der oberpermischen Gattung *Pseudovoltzia* und unter den triassischen „Voltzien“, während die Samen von *Ullmannia* zwar auch abgeflacht, aber fast ganz ungeflügelt zu sein scheinen. Der innere Bau dieser Samen ist aber noch ganz unbekannt.

Beim Vergleich der Samenanlagen von *Lebachia* mit denen der rezenten Koniferen fällt auf, daß jene zwar durch die polare Anordnung der Archegonien an die Pinaceen-Samenanlagen erinnern, aber von ihnen sowohl durch den vom Integument weitgehend freien Nuzellus als auch durch die einfache Ausgestaltung der Mikropyle abweichen. Die Zahl der Archegonien schwankt bei den Pinaceen innerhalb recht weiter Grenzen (SCHNARF 1933, p. 111). Bei *Lebachia* und *Cardiocarpus* waren es zwei.

### Morphologie der männlichen Zapfen, einschließlich der der männlichen Reproduktionsorgane der Cordaitales.

In dem speziellen Abschnitt der vorliegenden Arbeit ist Material von männlichen Koniferenzapfen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm in den unten genannten Fällen abgebildet:

#### *Lebachia piniformis*

- Taf. V/VI, Abb. 4, 9—13  
„ IX/X, Abb. 11  
„ XXIII/XXIV, Abb. 6  
„ XXV/XXVI, Abb. 3, 4, 8, 11—15

#### *Lebachia piniformis* var. *Solmsii*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7

#### *Lebachia piniformis* var. *magnifica*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 9

#### *Lebachia Goeppertiana*

- Taf. XLIX/L, Abb. 6

#### *Lebachia garnettensis*

- Taf. LI/LII, Abb. 19—21

#### *Lebachia laxifolia*

- Taf. LVII/LVIII, Abb. 7  
„ LXI/LXII, Abb. 7—8

#### *Lebachia frondosa*

- Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 12

#### *Lebachia americana*

- Taf. XCV/XCVI, Abb. 5

#### *Lebachia hypnoides*

- Taf. XCV/XCVI, Abb. 21, 23  
„ XCVII/XCVIII, Abb. 3—4  
„ XCIX/C, Abb. 11, 12—13 (vgl. Textabb. 37 a—b), 14—16  
„ CI/CII, Abb. 3, 7, 14  
„ CV/CVI, Abb. 4, 7  
„ CIX/CX, Abb. 3—6, 26

#### *Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*

- Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 19—21

#### *Walchia (Lebachia?) Carpentieri*

- Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 3, 5 (vgl. Textabb. 37 c—d)

#### *Walchianthus (Lebachia?) cylindraceus*

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 11—14 (und ? Abb. 20—21)

#### *Walchianthus (Lebachia?) crassus*

- Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 1

#### *Walchianthus (Lebachia?) papillosus*

- Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 6—7

#### *Ernestiodendron filiciforme*

- Taf. CXXIII/CXXIV, Abb. 1—2

#### *Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*

- Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 6—7

#### *Walchianthus* spp.

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 22—26, 29—30  
„ CLVII/CLVIII, Abb. 15, 16—17 (vgl. Textabb. 37 e—j)  
„ CLXIX/CLXX, Abb. 23—24 (vgl. Textabb. 37 g)

Das vorhandene Material von männlichen Zapfen ist demnach recht umfassend, läßt aber wegen des meist ungeeigneten Erhaltungszustandes nur in wenigen Fällen eine eingehendere Untersuchung zu. Was daselbe in dieser Hinsicht bietet, ist allerdings zureichend, um den allgemeinen Aufbau der männlichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen festzustellen.

Es handelt sich um walzenförmige oder ellipsoidische, radiäre, einzeln auftretende Mikrostromboli, die aus einer Achse und von ihr ausgehenden, zahlreichen, bifazialen, dicht spiralig angeordneten, übereinandergreifenden, dorsiventralen, derblederigen und einfachspitzigen, Mikrosporangien tragenden Schuppen bestehen, welche im proximalen, gespreizten Abschnitt schmal-dreieckig oder sogar stielartig zusammengezogen, im distalen, aufrecht-abstehenden Abschnitt dagegen flächenförmig ausgebreitet, in der Medianlinie auf der Unterseite mehr oder weniger gekielt und dreieckig bis fast linealisch sind. Die beiden Abschnitte bilden somit fast einen rechten Winkel miteinander. Die Schuppen sind hyposporangiat (TROLL 1932, p. 291) und bisporangiat, d. h. die Mikrosporangien sind (wahrscheinlich stets) zu zweien an der Unterseite ihrer proximalen Partie vorhanden. Sie dürften an der Übergangsstelle zwischen dem proximalen und distalen Abschnitt der Schuppen befestigt und von jenem sowohl als auch untereinander frei gewesen sein. In Analogie mit der für die weiblichen Zapfen gewählten Terminologie möchte ich in bezug auf die männlichen von Mikrosporangien-schuppen sprechen, die aber auch Mikrosporophylle genannt werden können, wenn man damit nur ein mehr oder weniger abgeflachtes, Mikrosporangien tragendes Gebilde meint und von dessen phylogenetischem Ursprung absieht. Unter dieser Voraussetzung können ferner die männlichen Zapfen als Einzelblüten bezeichnet werden. Sehr auffallend ist der Unterschied gegenüber der Organisation der weiblichen Reproduktionsorgane bei den ältesten bekannten Koniferen, besonders den Lebachien, der die männlichen Zapfen aufweist. Jene stellen nämlich, wie oben erwähnt, Blütenstände mit gemischten fertilen und sterilen Schuppen in den einzelnen Strobili oder Blüten dar.

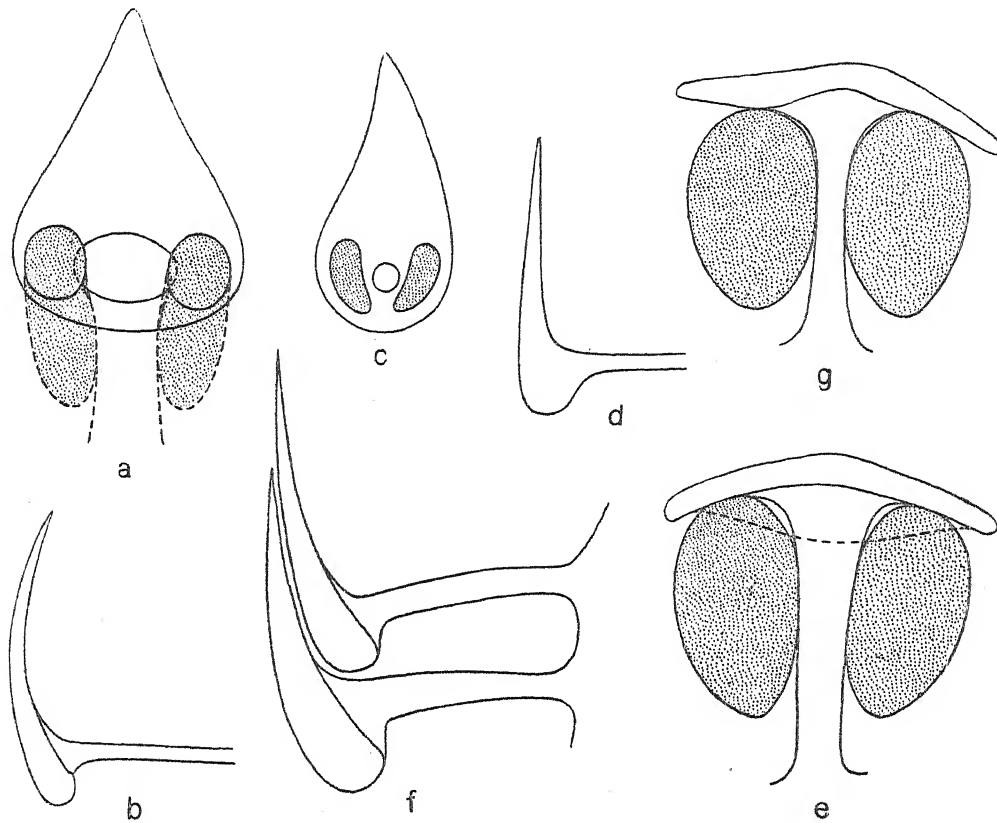
Die Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle sind ferner hypopeltat, d. h. mit einem Auswuchs unterseits versehen. Dieser ist abgerundet und kürzer als der über der Ansatzstelle des proximalen Abschnittes der Schuppe befindliche, kurz- oder lang-dreieckig verschmälerte Teil. Der distale Abschnitt funktioniert offenbar als Deckung der zu derselben Schuppe gehörenden und der nächsthöheren Mikrosporangien, wozu auch die Randbehaarung (vgl. besonders Abb. 14 und 17, Taf. CLV/CLVI) beiträgt. Sowohl der proximale als auch der distale Abschnitt ist wahrscheinlich von einer Mittelader durchzogen gewesen. Ob von ihr dagegen Seitenadern zu den Sporangien abgezweigt sind, läßt sich nicht sagen.

Die Seitenorgane der Zapfenachse sind alle fertil und also nicht mit sterilen Schuppen untermischt. Am Grunde der Zapfen befindet sich zwar eine sehr kurze Übergangszone zu dem vegetativen sproßabschnitt, in der die Laubblätter sich verlängern, sich dichter zusammenschließen und in die Mikrosporophylle übergehen. Im allgemeinen sind aber die Zapfen ziemlich deutlich von der vegetativen Region abgesetzt. Die Stellung der Mikrosporophylle entspricht derjenigen der Laubblätter, d. h. sie folgen in kontinuierlicher Spirale aufeinander.

Die Mikrosporangien scheinen wenigstens in der Regel länger als dick gewesen zu sein. Wie sie sich entleert haben, ist unbekannt. Da aber nach GOEBEL (1902, p. 238 ff.) deutliche Beziehungen zwischen Lage der männlichen Koniferenzapfen und Öffnungsweise ihrer Mikrosporangien vorhanden und die Zapfen von *Lebachia* und *Ernestiodendron* in der Regel hängend gewesen sind, kann man vermuten, daß die Mikrosporangien bei diesen fossilen Formen — wie heutzutage bei z. B. *Abies*, *Larix* und *Pseudotsuga* mit gleichfalls abwärts gerichteten Zapfen — sich meist weder längs noch quer, sondern schief zur Längsachse geöffnet haben.

In Textabb. 37 sind die Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle einiger unterpermischen Koniferen schematisch wiederhergestellt. Die Zeichnungen in *a* und *b* beziehen sich auf den in den Abb. 12—13,

Taf. XCIX/C, dargestellten männlichen Zapfen von *Lebachia hypnoides*. Die erneute Untersuchung hat mich davon überzeugt, daß die im speziellen Teil dieser Arbeit dargelegte Auffassung von seinem Bau der Wirklichkeit entspricht. Es handelt sich um hypopeltate, im distalen Abschnitt dreieckige Mikrosporangenschuppen, die je zwei längliche Mikrosporangien tragen. Diese sind beiderseits des „Stieles“ befestigt.



Textabb. 37. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle von drei unterpermischen Koniferen (Mikrosporangien punktiert).

- a. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Lebachia hypnoides* (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 12—13) in Flächenansicht. Das Bild zeigt die hypopeltate Distalpartie von der adaxialen Seite aus gesehen (durch ausgezogene Linien markiert) sowie, nach Abflachung gedacht, den proximalen stielartigen Abschnitt mit den Mikrosporangien (durch unterbrochene Linien eingezeichnet). — 17/1.
- b. Desgleichen in Seitenansicht. — 17/1.
- c. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchia* (*Lebachia*?) *Carpentieri* (vgl. Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 5), von der adaxialen Seite aus gesehen. — 12,5/1.
- d. Desgleichen in Seitenansicht. — 12,5/1.
- e. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchianthus* spec. (vgl. Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 16—17), von der adaxialen Seite aus gesehen (ohne Abflachung der Schuppe). — 12,5/1.
- f. Zwei Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) aus demselben Zapfen von *Walchianthus* spec., in Seitenansicht. — 12,5/1.
- g. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchianthus* spec. (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 23—24), von der adaxialen Seite aus gesehen (ohne Abflachung der Schuppe). — 13,5/1.



Das einzige noch bekannte Exemplar von *Walchia* (*Lebachia*?) *Carpentieri* trägt einen Zapfen, den ich in der speziellen Darstellung der vorliegenden Arbeit (S. 223) mit Fragezeichen als männlich bezeichnet habe, obwohl er im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Mehrzahl der gleichaltrigen Koniferen nicht hängend, sondern in der Verlängerung des ihn terminal tragenden Seitenzweiges letzter Ordnung gerichtet ist. Die Nachuntersuchung hat die Richtigkeit meiner Vermutung bestätigt. Die Zapfenachse trägt hypopeltate Mikrosporophylle (Textabb. 37 c und d), zu denen wahrscheinlich je zwei, zu beiden Seiten der Ansatzstelle des „Stieles“ inserierte Mikrosporangien gehört haben.

Textabb. 37 e und f zeigen schematisch die Gestalt der Mikrosporophylle des in Abb. 15—17, Taf. CLVII/CLVIII, photographierten *Walchianthus*-Zapfens. Auch hier kehrt die gleiche Organisation wieder. Der schmale, proximale Abschnitt der Mikrosporangien-schuppe ist exzentrisch am breiten distalen Abschnitt angesetzt. Zu beiden Seiten der Ansatzstelle sind die allem Anschein nach länglichen Mikrosporangien befestigt, welche nicht nur untereinander, sondern wahrscheinlich auch vom stielartigen Abschnitt des Sporophylls frei gewesen sind.

Endlich soll das in den Abb. 23—24, Taf. CLXIX/CLXX, photographierte Gebilde erwähnt werden. Solche werden bisweilen an geeigneten Fundorten für unterpermische Pflanzen gefunden und kommen zusammen mit Koniferenresten vor. Als ich den Text zu Heft 1—5 meiner Arbeit verfaßte, war es mir noch nicht gelungen, diese Gebilde sicher zu deuten, und sie wurden deshalb beiseite gelassen. Erneute Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß es sich um Querscheiben von männlichen Walchienzapfen handelt. Abb. 23 auf der genannten Tafel zeigt ein solches Gebilde in fünffacher Vergrößerung mit der Achse in der Mitte, von der anscheinend schildförmige Schuppen ausstrahlen. In Abb. 24 ist eine solche Schuppe deutlich sichtbar. Ihre Gestalt beweist, daß wir es mit Mikrosporangien-schuppen zu tun haben. Textabb. 37 g gibt schematisch ihr Aussehen wieder. Wahrscheinlich hat sie zwei Mikrosporangien in der zuvor angegebenen Weise getragen. Das betreffende Exemplar stammt von Gottlob bei Friedrichroda im Thüringerwald, wo zahlreiche männliche Koniferenzapfen gefunden worden sind.

Vergleichen wir nunmehr die männlichen Reproduktionsorgane der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen mit denen der paläozoischen *Cordaitales* einerseits, andererseits mit denen oberpermischer und geologisch jüngerer, einschließlich rezenter Koniferen und *Taxales*! Was die Cordaiten betrifft, so muß eine besondere Untersuchung diesem Vergleich vorangehen, da verschiedene Ansichten über die Morphologie der Zapfchen sich im Laufe der Zeit geltend gemacht haben und Klarheit in dieser Beziehung heute noch fehlt.

Die männlichen Reproduktionsorgane der allem Anschein nach seit dem mittleren Perm ausgestorbenen *Cordaitales* (vgl. FLORIN 1936 a, II, p. 53) wurden zuerst von GRAND'EURY (1877, p. 227) unter dem Sammelbegriff *Cordaianthus* kurz erörtert. Er glaubte bilokuläre Staubbeutel am Ende von Staubfäden beobachtet zu haben. RENAULT (1879, p. 306) unterzog die „Gattung“ einer eingehenderen Untersuchung an Hand von echt versteinertem Material stephanischen Alters von Grand-Croix bei Saint-Étienne (Dép. Loire), Frankreich, und zerlegte sie in drei „Arten“, *Cordaianthus Penjoni*, *C. subglomeratus* und *C. Saportanus*.

Nach RENAULT schließt das junge, stets isoliert gefundene Zapfchen von *Cordaianthus Penjoni* eine recht große Anzahl spiralig um die Achse angeordneter und ihrer ganzen Länge nach auftretender Blüten ein. Diese sind sehr einfach gebaut und bestehen nur aus einigen Staubgefäßen, die entweder zu 2—3 gruppiert sind oder unter den zahlreichen, gleichfalls der ganzen Achse entlang sich findenden sterilen Brakteen isoliert auftreten. Am Achsenscheitel sind Staubgefäße verschiedenen Alters gehäuft, von denen die inneren am kürzesten und am jüngsten sind. Jedes Staubgefäß hat die Gestalt eines Staubfadens, der ein leicht modifiziertes Tragblatt darstellen dürfte und von 3—4 am Grunde verwachsenen und sich durch einen Längsriß öffnenden Pollensäcken abgeschlossen wird. In die Basis jedes Pollensacks läuft kurz ein kleiner Leitbündelstrang, der vom Leitbündel des Staubfadens ausgeht. RENAULT glaubte also, daß die Zapfchen Blütenstände darstellen. Wie GRAND'EURY (1877, p. 227) erwähnt, zeigen diese in der Regel zweizeilige Anordnung an ihrer Mutterachse. Das ganze männliche Reproduktionsorgan würde demnach nach RENAULT einen komplizierten Blütenstand ausmachen.

Die Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* sind auch isoliert angetroffen worden. Ihre sterilen Brakteen stellen nach RENAULT (loc. cit., p. 308) Hüllblätter um die ausschließlich im Zentrum des Zäpfchens auftretenden Blüten dar. Die in die Basis der Pollensäcke eintretenden Leitbündelstränge treten auch hier hervor.

Die männlichen Zäpfchen von *Cordaianthus subglomeratus* (RENAULT loc. cit., p. 307) endlich weichen in ihrem Bau kaum von denen des *C. Saportanus* ab, sind aber im Anschluß an ihrer Mutterachse gefunden worden. Die Anordnung der Zäpfchen soll hier nicht zweizeilig, sondern im Gegensatz zur Mehrzahl der *Cordaianthus*-Formen allseitig sein<sup>15)</sup>. Jedenfalls gibt RENAULT an, daß es sich in bezug auf seine Abb. 1, Taf. 17, um männliche Zäpfchen handelt.

Als Zusammenfassung führt RENAULT (loc. cit., p. 308) an, daß die männlichen Blüten von *Cordaites* sehr einfach gebaut sind. „Au milieu de bractées steriles s'élèvent une ou plusieurs bractées fertiles dont le filet, à peine modifié, portait au sommet trois ou quatre loges renfermant le pollen“ (vgl. auch RENAULT 1881, p. 95).

Dieses zuerst von RENAULT beschriebene, echt versteinerte Material von männlichen Cordaitenzäpfchen ist von späteren Autoren verschieden interpretiert worden. Nach SCHENK [in SCHIMPER u. SCHENK (1884) 1890, p. 247] soll jede Blüte aus 2–4 Staubblättern mit 3–4 aufrechten Pollensäcken bestehen, welche entweder in der Achsel der Brakteen oder um den vertieften Scheitel der Zapfenachse herum stehen. Diese Stellung ließe vermuten, daß möglicherweise eine rudimentäre Samenanlage vorhanden gewesen wäre, wobei *Welwitschia* einen analogen Fall darbieten würde! Es sei hier sofort bemerkt, daß diese Vermutung gänzlich abwegig ist<sup>16)</sup>.

DE SAPORTA u. MARION (1885, pp. 87, 90, 100) sprechen von „androphylles ou feuilles transformées en support d'anthers“ an einer reduzierten sekundären Achse und dürften im Gegensatz zu RENAULT der Meinung gewesen sein, daß die männlichen Cordaitenzäpfchen einfache Blüten mit schraubig angeordneten, untereinander gemischten sterilen und fertilen Organen darstellten.

Eingehender hat sich SOLMS-LAUBACH (1887, p. 115) mit der Morphologie der männlichen Cordaitenzäpfchen beschäftigt. Was RENAULT als Staubgefäß bezeichnete, betrachtet SOLMS-LAUBACH als Blüte, weil die peripheren, angeblich blattachselständigen fertilen Organe von *Cordaianthus Penjoni* stets auf ein solches Staubgefäß reduziert sind. Der Träger der Sporangien ist für ihn also kein Filament, sondern ein Blütenstiel. Durch diese Annahme würde das gruppenweise Zusammenstehen der fertilen Organe am Achsenschaft leichter verständlich werden. Ihre Deckblätter könnten hier verkümmert gewesen sein. Auch für SOLMS-LAUBACH ist das männliche Cordaitenzäpfchen demnach ein Teilblütenstand, dessen Blüten aber im Gegensatz zur Annahme RENAULT's überall die gleiche Gliederung besaßen. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht seines Erachtens auch der Umstand, daß die an der Sproßspitze vereinigten Organe alle nach den Erfordernissen akropetaler Entwicklungsfolge geordnet sind.

Das Zäpfchen von *C. Penjoni* besteht also nach der Auffassung von SOLMS-LAUBACH aus einer ziemlich dicken Achse, die von schmalen, einaderigen, spiralig gestellten Blättchen dicht umhüllt sind. An deren Spitze stehen eine oder ein paar männliche Blüten, und ebenso finden sich solche zwischen den Blättchen zerstreut, wo sie achselständig zu sein scheinen. Die einzelne Blüte, die von einem langen, zylindrischen Stiel getragen wird, ist vollkommen nackt. Sie besteht aus etwa 5–6 linealisch verlängerten, walzenförmigen, sitzenden Pollensäcken, die, an der Basis befestigt, aufrecht stehen und büschelartig divergieren. Von *C. Penjoni* unterscheiden sich nach demselben Autor die beiden anderen, von RENAULT bekannt gemachten Arten vor allem durch das Fehlen von blattachselständigen peripheren Blüten.

Nebenbei sei erwähnt, daß DELPINO (1889, p. 354) die männlichen Reproduktionsorgane der Cordaiten mit denen der heutigen Podocarpeen verglich und behauptete, daß die Cordaiten auf Grund ihrer morphologischen Verhältnisse zur Gattung *Podocarpus* gerechnet werden müßten!

Eine gegenüber sowohl der Auffassung von RENAULT als auch der von SOLMS-LAUBACH abweichende, aber derjenigen von DE SAPORTA u. MARION sich anschließende Deutung der männlichen Cordaitenzäpfchen hat H. POTONIE (1899, p. 267) gegeben. Nach ihm handelt es sich um achselständige zäpfchen- oder blütentragende Blütenstände. Die Blüten bestehen aus einer dicken Achse, der einerseits sterile Schuppenblätter, andererseits sowohl am Gipfel als auch (bei einer Art) unterhalb desselben kurze oder lange Träger ansitzen, die in meist 6 voneinander getrennte, zylindrische, sich nach innen öffnende Pollensäcke ausgehen. Ob die peripheren Träger blattachselständig waren, schien ihm unsicher. Die Träger dürften ferner nach ihm denselben Querschnitt wie die sterilen Blätter gezeigt haben, also nicht zylindrisch gewesen sein. Danach könnte man, meint er, die in Rede stehenden männlichen Zäpfchen für Blüten halten, bei denen einzelne, vorwiegend die gipfelständigen Blätter

<sup>15)</sup> Vgl. C. E. BERTRAND 1911, p. 19, Note.

<sup>16)</sup> In einer späteren Arbeit (1888, p. 145) hielt SCHENK statt dessen die unten angeführte Auffassung von SOLMS-LAUBACH für richtig.

wenig geeignet. Es ist auch wahrscheinlich, daß Verschiebungen und Drehungen während des Zuwachses des Zäpfchens und vor allem im Zusammenhang mit dessen Fossilisierung zum Teil die wahrzunehmenden Unregelmäßigkeiten veranlaßt haben. Obwohl aber RENAULT vermutet hat, daß die peripheren fertilen Organe achselständig wären, so geht dies aus seiner Zeichnung keineswegs hervor. Auch wenn sekundäre Verschiebungen der Schuppen stattgefunden haben sollten, würden nämlich diese die vermeintlichen, von den „Stielen“ der Mikrosporangienbüschel und den zugehörigen Tragblättern zusammengesetzten, relativ festen Verbände kaum in der Weise betroffen haben, daß ihre einzelnen Teile seitlich nennenswert hätten auseinandergedrängt werden können. Da ein Tragblatt zu fehlen scheint, widerspiegelt dies daher das tatsächliche Verhalten. Die Richtigkeit dieser Vermutung wird bei der Betrachtung der Abb. 1, Taf. CLXIX/CLXX, bestätigt. Diese zeigt eine recht große Zahl (gegen 40) im geraden oder schiefen Querschnitt getroffene, und in Parastichen angeordnete Schuppen ohne jede Spur von Tragblättern. Da mehrere von ihnen — besonders nach Abb. 2, Taf. CLXIX/CLXX — fertil gewesen sein müssen, so kann man annehmen, daß derartige Tragblätter gefehlt haben und daß die Mikrosporangenschuppen eine derjenigen der sterilen Schuppen entsprechende Stellung eingenommen haben. Für die Homologie der fertilen und sterilen Schuppen bzw. Schuppenzipfel spricht weiterhin Abb. 6, Taf. CLXXI/CLXXII, in der ein Mikrosporangium dargestellt ist, das an der Spitze steril geworden und mit einer an die des Mikrosporophylls und der sterilen Schuppe erinnernden Textur versehen ist. Die sterilen und fertilen Schuppen sind in etwa gleichmäßigen Abständen zusammen in einer kontinuierlichen Spirale angeordnet gewesen. Die erwähnten Schiffe geben keinen Grund zur Annahme, daß die peripheren Mikrosporangenschuppen eine von der der scheitelständigen abweichende Stellung an der Achse eingenommen hätten.

Übereinstimmende Ergebnisse erhalten wir bei der Betrachtung des in Abb. 1, Taf. CLXXI/CLXXII, im Querschnitt photographierten Mikrosporangenschuppenkomplexes. Dieser zeigt mehrere Sporangienbüschel bzw. distalwärts quergeschnittene Mikrosporophylle sowohl im Zentrum als auch gegen die Peripherie hin (vgl. Abb. 2—4 auf derselben Tafel) und gehört daher zu *Cordaianthus Penjoni*, obwohl sein Durchmesser kleiner ist (3,9—4,7 mm) als bei dem oben besprochenen, durch Längsschliffe vertretenen Zäpfchen. Auf Grund der Anordnung der peripheren Schuppen meine ich aber, daß mehrere der ursprünglich vorhandenen in dem genannten Querschliff fehlen und daß das Zäpfchen folglich dicker gewesen ist. In Textabbildung 38a ist dieser Querschliff gezeichnet. Die punktierten Flächen stellen Mikrosporangien bzw. Mikrosporophylle mit sichtbaren Sporangienbasen und die schraffierten Flächen in ihrem distalen Teil quergeschnittene Sporophylle dar. Wahrscheinlich waren noch weitere Schuppen fertil (vgl. Abb. 1—2, Taf. CLXIX/CLXX), obwohl dies hier nicht sicher zu entscheiden ist, da fertile und sterile Schuppen basalwärts stets ein übereinstimmendes Querschnittsbild haben. Ich habe versucht, sämtliche vorhandenen Schuppen nach der Grundspirale zu numerieren. Es zeigte sich jedoch, daß in der peripheren Zone mehrere Schuppen fehlen und daß außerdem manche der erhalten gebliebenen so beträchtliche tangentielle Verschiebungen aufweisen, daß die Numerierung nicht vollständig durchgeführt werden konnte. Im Zentrum sind aber besonders die linkswindenden Fünfer- und die rechtswindenden Achterzeilen (Textabb. 39a) gut zu unterscheiden. Sie können bis an die äußeren fertilen Schuppen verfolgt werden. Die Numerierung der Schuppen nach der Grundspirale wurde daher von innen nach außen vorgenommen. Insgesamt trug die Zäpfchenachse hier wahrscheinlich über 100 Schuppen.

Die Textabb. 38a und 39a zeigen, daß drei ontogenetisch aufeinanderfolgende Schuppen innerhalb des Umlaufs der Grundspirale stehen. Messungen haben ergeben, daß die Divergenzen innerhalb der Dreierzeilen zwischen 37° und 81° variieren — drei extreme und ungewisse Werte aus dem Zentrum dabei unberücksichtigt gelassen — und einen Mittelwert von 54° zeigen. Was die Fünferzeilen betrifft, so sind die entsprechenden Winkelwerte 11°—54° und 31°, während sie für die Achterzeilen 9°—37° und 24° betragen. Die mittleren Divergenzwinkel der Parastichen stimmen mit denjenigen ziemlich nahe überein, die SCHOUTE (1925 a, pp. 120—121) für ein weibliches Zäpfchen von *Cordaianthus Zeilleri* RENAULT aus der gleichen Gegend gefunden hat (53°, 32° und 22°). Die fundamentale Divergenz beträgt in beiden Fällen etwa 138° (der für *Cordaianthus Penjoni* gefundene Mittelwert ist 138,5°) und nähert sich also dem „Grenzwert“ der SCHIMPER-BRAUN'schen Hauptreihe, d. h. dem HIRMEN'schen Limitdivergenzwinkel von 137° 30' 28". Wie bei dem von SCHOUTE untersuchten Samenschuppenkomplex ist eine beträchtliche Variabilität der Divergenzwinkel auch bei dem besprochenen männlichen Zäpfchen von *C. Penjoni* zu finden.

Die sonst in der Sammlung der paläobotanischen Abteilung des Naturhistorischen Reichsmuseums zu Stockholm befindlichen, echt versteinerten männlichen Cordaitenzäpfchen aus dem Stephan von Grand'Croix gehören sämtlich zu *Cordaianthus Saportanus* RENAULT. Dies gilt somit für alle in Abb. 6—11, Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 3—4, Taf. CLXIX/CLXX, und Abb. 12, Taf. CLXXI/CLXXII, dargestellten Zäpfchen. Der Vergleich zwischen den in Abb. 3—4, Taf. CLXIX/CLXX, photographierten Querschnitten könnte zwar Zweifel über die Richtigkeit dieser Vermutung erwecken, da die Mikrosporangien ungleich groß sind. Es kann sich aber hier sowohl um verschiedene Altersstadien als auch um verschiedene Erhaltungszustände handeln. So scheint das Zäpfchen in Abb. 3 jünger und hinsichtlich der Mikrosporangien schlechter erhalten zu sein als das in Abb. 4

vorhandene, wo die Sporangien größer und teilweise mit Pollen gefüllt sind. In der genannten Sammlung fehlen dagegen Zäpfchen, die mit *Cordaianthus subglomeratus* RENAULT identifiziert werden können.

Die Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* sind schwach abgeflacht und 6–8 mm lang. Ihr größter Durchmesser beträgt ca. 3,5–4,5 mm und ihr kleinster ca. 2,5–3,1 mm. Die ca. 2,5–3 mm lange und 1–1,5 mm dicke Achse weist radiäre Organverteilung auf und trägt zahlreiche, dicht gestellte, übereinandergreifende, bifaziale, lineal-lanzettliche, ungestielte, meist 0,5 bis 2 mm breite, auf beiden Seiten stumpf gekielte Schuppen. Distalwärts sind diese zunächst allmählich stark abgeflacht, oberseits flach und unterseits schwach gerundet, aber gleichzeitig besonders in der Peripherie des Zäpfchens mehr oder weniger ausgeprägt kahnförmig. Die Schuppen sind ferner am Grunde meist abstehend bis gespreizt, richten sich aber schnell aufwärts und biegen sich im apikalen Teil des Zäpfchens sogar etwas einwärts um den Achsenscheitel herum. Die meisten Schuppen sind steril. Fertile finden sich nur am Achsenscheitel, wo sie dicht gedrängt stehen und aufwärts gerichtet sind. Die Bildung der Mikrosporangenschuppen war demnach bei dieser Art im Gegensatz zu *Cordaianthus Penjoni* auf eine kurze und im wesentlichen zusammenhängende Periode kurz vor dem Abschluß des Längenwachstums des Zäpfchens beschränkt. Nur in Einzelfällen kommt es vor, daß in einem Längsschliff einzelne normal gestaltete sterile Schuppen innerhalb des fertilen Bereichs stehen (vgl. Abb. 9, Taf. CLXVII/CLXVIII, rechts). Aus Abb. 7, Taf. CLXVII/CLXVIII, scheint außerdem hervorzugehen, daß im Innern fehlgeschlagene Mikrosporangenschuppen vorhanden sein können, die die Gestalt solcher Schuppen haben und also im distalen Teil gegabelt, aber steril geblieben sind (vgl. PORONIÉ's Auffassung bzw. über das gelegentliche Sterilwerden von Sporangien spitzen bei *Cordaianthus Penjoni*). Sonst sind die sterilen Schuppen stets einfachspitzig, spitz oder stumpf und einaderig. Die Mikrosporangenschuppen (Abb. 13–18, Taf. CLXXI/CLXXII, Textabb. 38 j–i) tragen am verdickten abgerundeten Ende einen terminalen, aus meist 4–5 schmal-zylindrischen, ungestielten, aufrechten und wenig gebogenen Mikrosporangien bestehenden Büschel. Die zuerst einfache, von einem annähernd kreisförmigen und wahrscheinlich konzentrisch-amphicribalen Leitbündel mit zentralem Protoxylem (Abb. 19–20, Taf. CLXXI/CLXXII) gebildete Ader dieser Schuppen teilt sich wiederholt distalwärts und sendet je einen Zweig in die Sporangienbasen (Abb. 11, Taf. CLXVII/CLXVIII, Textabb. 38 f). Die Sporangien sind 0,9–1,7 mm lang und öffnen sich oberhalb der basalen Region durch einen Längsriß auf der nach innen gewendeten Seite.

Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 3, Taf. CLXIX/CLXX, die zwei Querschnitte durch dasselbe männliche Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* zeigen, geben genauere Auskunft über die Anordnung der Schuppen an der Achse. Der tiefer geführte ist in Textabb. 40 A wiedergegeben. Die sterilen und fertilen Schuppen sind — unter Ausschluß von den beiden äußersten, hinsichtlich ihrer Stellung unsicheren Schuppen<sup>19)</sup> — in ihrer ontogenetischen Aufeinanderfolge numeriert. Die fertilen Schuppen sind offenbar gleich den sterilen um die Achse gestellt. Beide Kategorien befinden sich längs einer diese rings umlaufenden, einfachen Spirale, der Grundspirale, in etwa gleichen Abständen angeordnet. Sekundäre Modifikationen — Drehungen und tangential Verschiebungen von der ursprünglichen Anordnung, die entweder im Leben während des Zuwachses des Zäpfchens oder auch bei der Fossilisierung durch mechanische Beeinflussung entstehen könnten — treten hier meist nicht sehr stark hervor. Die Betrachtung der Textabb. 40 A zeigt ferner, daß auch hier drei aufeinanderfolgende Schuppen innerhalb des Umlaufs der Grundspirale stehen und daß die Schuppen Parastichen bilden (vgl. Textabb. 40 B), von denen die linkswindenden Fünfer- und die rechtswindenden Achterzeilen in die Augen fallen. Die vorgenommenen Messungen haben ergeben, daß die Divergenzen innerhalb der Dreierzeilen in der Regel zwischen 33° und 75° variieren und einen Mittelwert von 53° zeigen. Was die Fünferzeilen betrifft, so sind die entsprechenden Winkelwerte 18°–50° und 29°, während sie für die Achterzeilen 14°–44° und 24° betragen. Die gefundenen mittleren Divergenzwinkel der Parastichen stimmen mit denjenigen gut überein, die wir oben für ein Zäpfchen von *Cordaianthus Penjoni* festgestellt haben. Die fundamentale Divergenz beträgt auch in diesem Fall etwa 138° (der gefundene Mittelwert ist 137,7°). Eine Untersuchung des in Textabb. 40 C–D dargestellten, höher geführten Querschnittes durch das soeben besprochene männliche Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* gibt übereinstimmende Resultate. Da das Zäpfchen hier umgekehrt betrachtet wird, sind die eingetragenen Fünferzeilen rechts- und die Achterzeilen linkswindend.

Der in den Abb. 1–2, Taf. CLXXI/CLXXII, sowie in den Textabb. 38 a und 39 a dargestellte Querschliff eines männlichen Zäpfchens von *Cordaianthus Penjoni* ist nicht nur für die oben schon erörterte Frage von der Stellung der fertilen und sterilen Schuppen an der Kurztriebachse von Bedeutung, sondern gibt daneben — trotz des nicht ganz befriedigenden Erhaltungszustandes — einen wertvollen Einblick in diejenigen sehr bemerkenswerten Gestaltungsverhältnisse, die die distale Region der Mikrosporangenschuppen von *Cordaianthus* charakterisieren. Die unter stärkerer Vergrößerung aufgenommenen Photographien in Abb. 2–4, Taf. CLXXI/CLXXII, zeigen in verschiedenem Niveau quergeschnittene derartige Schuppen oder Mikro-

<sup>19)</sup> Wahrscheinlich stellen diese (0<sub>1</sub> und 0<sub>2</sub>) die beiden ersten Schuppen der Zäpfchenachse dar (Vorblätter).

sporophylle. Ein Vergleich der Querschliffe läßt ohne Schwierigkeit ihre Reihenfolge am einzelnen Sporophyll erkennen. Man findet, daß die in der mittleren Querzone der Spreite stark abgeflachten Schuppen sich am distalen Ende wesentlich verdicken. Gleichzeitig tritt die erste isotome Gabelung der Ader ein. Die Schuppenspreite wird plötzlich zusammengezogen und geht rasch in die Basis des Sporangienbüschels über, die zunächst einen Hohlraum in ihrer Mitte aufweist [Abb. 2 (oben links) und Abb. 3, Taf. CLXXI/CLXXII] und später in zwei rechtwinklig zur Spreitenebene orientierte, einander gegenüberstehende, gekielte und oberseits ausgehöhlte Schüppchen geteilt wird (Abb. 4, Taf. CLXXI/CLXXII; vgl. Abb. 9 auf derselben Tafel). In diese laufen je drei kleine Leitbündel hinein (vgl. Textabb. 38 b), die durch anscheinend simultane Teilung der zuerst entstandenen beiden Gabeladern gebildet wurden. Die beiden Schüppchen lösen sich rasch in je drei aufrechte und oberhalb der Basis voneinander freie Mikrosporangien auf, welche gegeneinander gekrümmt sind und sich bei der Reife auf der Innenseite öffneten (vgl. Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 d). Die Sporangien bilden also hier zwei Dreiergruppen, die von den Verzweigungen je einer aus der einfachen Medianader der Schuppenspreite entstandenen Gabelader versorgt sind (siehe auch Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 c). Abb. 11, Taf. CLXXI/CLXXII, zeigt in der Mitte eine etwas schief geschnittene Mikrosporangenschuppe mit der Basis ihres schlecht erhaltenen Sporangienbüschels. Links tritt ein von den bei *Cordaianthus Penjoni* beiderseits des Sporangienbüschels vorhandenen distalen Zipfeln der Schuppenspreite hervor. Er hebt sich gut von den Sporangienbasen ab und stimmt histologisch ganz sowohl mit der mittleren Querzone der Sporophyllspreite als auch mit den sterilen Schuppen überein. In Textabb. 39 b—g ist eine Querschnittsserie durch die distale Region einer Mikrosporangenschuppe von *Cordaianthus Penjoni* mit ihrem Sporangienbüschel wiederhergestellt. b zeigt die mittlere Querzone und c die distale verdickte Partie der Spreite mit der hier stattfindenden ersten Teilung der Ader. d stellt die in der Mitte ausgehöhlte Basis des Sporangienbüschels mit sechs kleinen Adern dar, die durch Dreiteilung jeder der beiden in c entstandenen Gabeladern ihren Ursprung genommen haben. Beiläufig sei erwähnt, daß diese Dreiteilung wahrscheinlich als eine stark abgekürzte wiederholte Gabelung aufzufassen ist. In e hat sich die Basis des Sporangienbüschels in zwei rechtwinklig gegen die Schuppenspreite gestellte Schüppchen geteilt, in welchen die Endzweige der Mittelader der Spreite aufhören. f und g zeigen die Auflösung dieser Schüppchen in je drei Mikrosporangien, die sich in der Weise orientieren, daß in jeder Dreiergruppe zwei innere Sporangien gegeneinander gekrümmt sind und parallel der Ebene der Mutterschuppe stehen, während der dritte und äußere von ihnen oberhalb seiner Basis gegen das Zentrum der Gruppe gekrümmt und etwa rechtwinklig zu ihren Nachbarn orientiert ist.

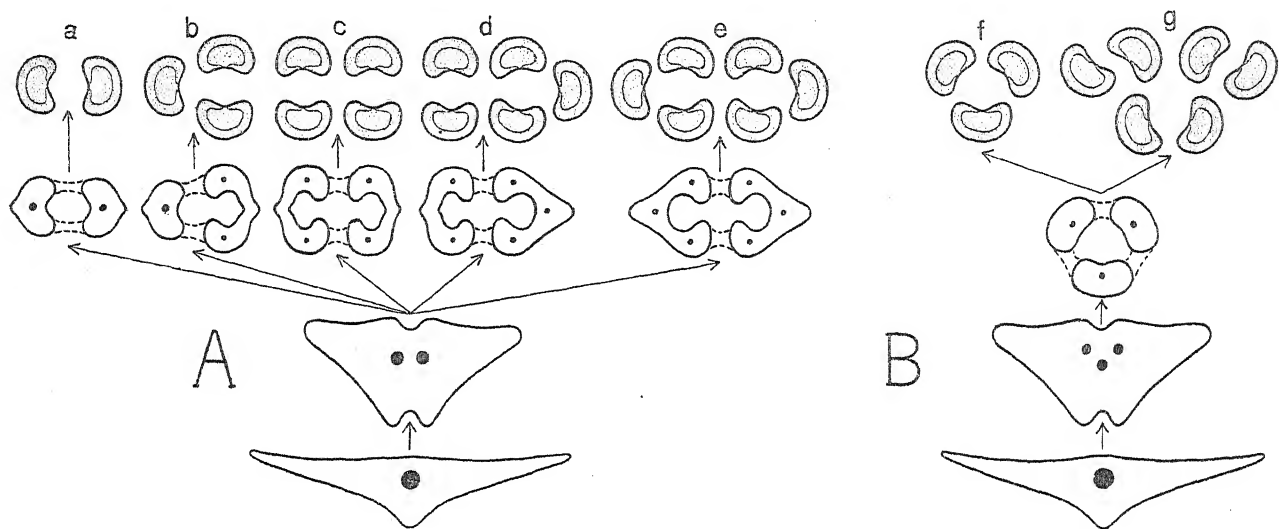
In dem soeben besprochenen Fall trägt die Mikrosporangenschuppe 6 Sporangien. Diese Zahl ist bei *Cordaianthus Penjoni* maximal und kommt auch am häufigsten vor. Bei *C. Saportanus* dagegen tragen, wie erwähnt, die fertilen Schuppen meist nur je 4—5 Mikrosporangien. Ohne Zweifel stimmen jedoch die Mikrosporangenschuppen bei beiden Arten prinzipiell überein. Abb. 18, Taf. CLXXI/CLXXII, weist eine Anordnung der Sporangien auf, die genau mit der in Abb. 7 auf derselben Tafel dargestellten übereinstimmt; nur fehlt das äußere Sporangium in der linken Gruppe. In Abb. 17 auf derselben Tafel sind nur vier Mikrosporangien ausgebildet, die ihrer Stellung nach ganz den mittleren in der soeben genannten Abb. 7 entsprechen. Zwei Stadien in der ersten Gabelung des Sporangienbüschels in seiner basalen Region sind endlich in Abb. 14 und 15, Taf. CLXXI/CLXXII, zu sehen. Offenbar weicht *Cordaianthus Saportanus* in bezug auf die Morphologie der Mikrosporangenschuppen von *C. Penjoni* nur unwesentlich ab. Die Unterschiede hängen mit der meist kleineren Anzahl der Sporangien zusammen.

Die Textabb. 41 Ac—Ad zeigen im Querschnitt schematisch die typischen Gestaltungsverhältnisse der Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle bei *Cordaianthus*. Ac entspricht Abb. 17, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 j—h (*C. Saportanus*), Ad Abb. 18, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 i (*C. Saportanus*), Ae Abb. 7 und 9, Taf. CLXXI/CLXXII, Textabb. 38 b und d sowie Textabb. 39 g (*C. Penjoni*). Es liegt nahe zu vermuten, daß auch noch die in Aa und Ab dargestellten Alternative mit 2 bzw. 3 Sporangien ausnahmsweise vertreten gewesen sind. Ab ist dabei vielleicht weniger wahrscheinlich als Aa, aber andererseits ist ungleiche Ausbildung der linken und rechten Hälfte der Basis des Sporangienbüschels in Ad sicher belegt. Auffallend ist, daß die Mikrosporangenschuppen von *Cordaianthus*, obwohl sie blattähnlich sind, sich ausgesprochen cruciat gabeln, d. h. jede folgende Gabelungsebene schneidet die vorhergehende rechtwinklig. Diese Art der dichotomen Verzweigung tritt sonst an radiären Achsen auf, während die flabellate an bilaterale und dorsiventrals Organe gebunden ist (vgl. TROLL 1937, p. 474, und 1938—1939, p. 1433). Die cruciate Gabelung der Mikrosporangenschuppen und das annähernd kreisförmige, wahrscheinlich konzentrisch-amphicribrale und mit mesarchem Xylem ausgerüstete mediane Leitbündel ihrer Spreite deuten darauf hin, daß sie phylogenetisch auf radiäre, achsenähnliche Organe zurückgehen.

Aus Abb. 8, Taf. CLXXI/CLXXII (vgl. Textabb. 38 e), die einen Sporangienbüschel von *Cordaianthus Penjoni* im Querschnitt darstellt, zu urteilen, dürfte dieser ausnahmsweise abweichend gestaltet gewesen sein. Die Mikrosporangien



scheinen nämlich hier nicht zwei Dreiergruppen, sondern drei Paare zu bilden, womit im Zusammenhang steht, daß die einzelnen Sporangien anders im Verhältnis zur Spreitenebene als in Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, orientiert sind. Falls diese Abweichungen vom Schema nicht bloß sekundär entstanden sind, kann man annehmen, daß sie auf eine simultane Dreiteilung statt der normalen Gabelung der Basis des Sporangienbüschels zurückgehen. Wir erhalten folglich das in Textabb. 41 B dargestellte Schema. Im zweiten Querschnitt, von unten gerechnet, ist eine Dreiteilung der Medianader anzunehmen. Die vermutlich zunächst ringförmige Basis des Sporangienbüschels löst sich in drei, statt normal zwei, Schüppchen auf, von denen jedes dann durch Gabelung zwei Sporangien erzeugt (Bg). Theoretisch endlich ist auch der in Bf konstruierte Fall denkbar, wo angenommen wurde, daß die drei basalen Schüppchen des Büschels nur je ein Sporangium gebildet haben. Sicher ist jedoch,



Textabb. 41. A. Wiederherstellung des Aufbaues der Mikrosporangien-schuppen von *Cordaianthus* mit [2 (a), 3 (b)], 4 (c), 5 (d) bzw. 6 (e) Sporangien, durch distalwärts aufeinanderfolgende Querschnittsbilder veranschaulicht (Mikrosporangien punktiert).

B. Wiederherstellung eines in Ausnahmefällen vermutlich vorgekommenen Aufbaues derartiger Mikrosporangien-schuppen von *Cordaianthus* mit [3 (f) bzw.] 6 (g) Sporangien, gleichfalls durch distalwärts aufeinanderfolgende Querschnittsbilder veranschaulicht (Mikrosporangien punktiert).

daß die Alternativen Bg und Bf sehr selten gewesen sind. Wie wir in einem späteren Kapitel sehen werden, hat die bei ihnen eintretende direkte Dreiteilung des Sporophylls und seiner Medianader gewissermaßen ihr Gegenstück im Verhalten der Samenschuppen und ihrer Medianader in den weiblichen Cordaitenzäpfchen.

Echt versteinertes Material, das wahrscheinlich männliche Reproduktionsorgane von Cordaiten darstellt, ist außerdem durch SCOTT (1919, p. 1) aus der englischen und durch HIRMER (1932, p. 122) aus der westfälischen Steinkohlenformation bekannt geworden. Die Zäpfchen saßen in den Achseln von Tragblättern, welche in alternierend zweizeiliger Anordnung der Hauptachse entsprangen. Sie waren jedoch unvollständig erhalten.

Fassen wir zusammen, so ist festzustellen, daß weder RENAULT noch SOLMS-LAUBACH den Aufbau der männlichen Reproduktionsorgane bei den Cordaiten richtig dargestellt haben. H. POTONTÉ kommt noch der Wahrheit am nächsten. Die Zäpfchen oder Mikrosporangien-schuppenkomplexe sind keine Blütenstände, sondern einfache Mikrostrombili oder Blüten, d. h. fertile Sprosse beschränkten Wachstums, die den Achseln von (wenigstens in den meisten Fällen) alternierend zweizeilig an der Hauptachse eines einfachen Blütenstandes angeordneten Tragblättern entspringen. Die Achse des einzelnen Zäpfchens trägt zahlreiche, spiralig gestellte Schuppen, die teils normal einfachspit-

zig und steril, teils durch eine akrogene und in der Regel als cruciate Gabelung zu charakterisierende Teilung der Spreite in einen Mikrosporangienbüschel ausgehen, der aus meist 4—6 terminalen, aufrechten Mikrosporangien besteht. Die Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle<sup>20)</sup> treten entweder fast der ganzen Zäpfchenachse entlang auf (*Cordaitanthus Penjoni*) oder sind auf den Achsenscheitel beschränkt (*C. Saportanus*). Die sterilen und fertilen Schuppen nehmen die gleiche Stellung an dieser Achse ein und sind in etwa gleichen Abständen längs einer sie rings umlaufenden einfachen Spirale, der Grundspirale, angeordnet. Die einfache Ader der Mikrosporangenschuppen teilt sich in der Regel einmal durch isotome Gabelung in der distalen Region der Spreite. Entweder tritt dann eine zweite isotome Gabelung in den beiden Gabelzweigen ein, oder es findet in dem einen diese Gabelung und in dem anderen eine Dreiteilung statt, oder es werden beide Gabelzweige dreigeteilt. In die Sporangienbasen tritt je ein Endzweig.

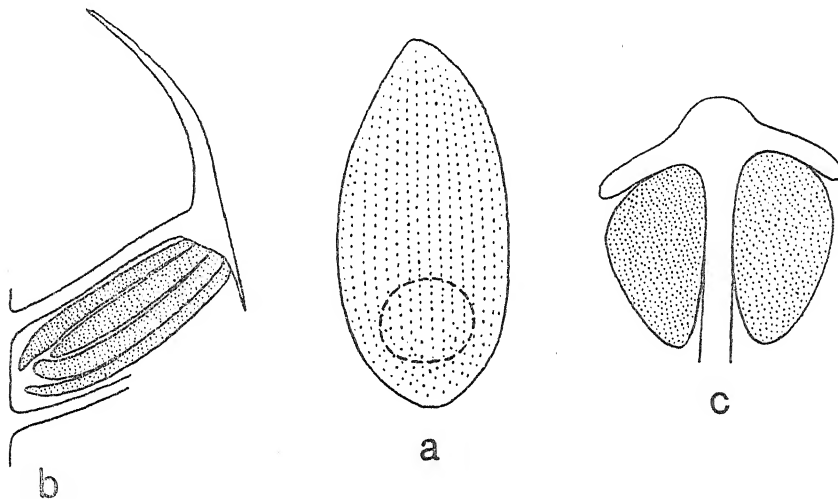
Ein Vergleich zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen und den gleichfalls paläozoischen Cordaiten in bezug auf die Morphologie der männlichen Reproduktionsorgane zeigt sehr bemerkenswerte Verhältnisse. Es handelt sich in beiden Gruppen um Mikrostrombili oder männliche Blüten mit radiärer, spiraliger Organverteilung um eine Achse beschränkten Wachstums. Jedoch trägt die Blütenachse bei den ältesten bekannten Koniferen lauter Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle, die außerdem hypopeltat, hyposporangiat und bisporangiat sind, während bei den Cordaiten die Mikrosporophylle weitgehend mit sterilen Schuppen untermischt auftreten, keine Art von „Peltation“ aufweisen und akrosporangiat sind, d. h. terminale Büschel von meist 4—6 Mikrosporangien tragen. In ihrer allgemeinen Organisation erinnern die Mikrosporangienkomplexe der Cordaiten weit mehr an die Samenschuppenkomplexe als an die männlichen Zapfen der Lebachien. Außerdem ist hervorzuheben, daß die Mikrostrombili der Cordaiten zu wahrscheinlich achselständigen Blütenständen vereinigt sind, während sie bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen stets einzeln terminal an beblätterten, gewöhnlichen Seitensprossen letzter Ordnung auftreten (vgl. S. 118—120). Damit steht im Zusammenhang, daß bei den Cordaiten die Mikrosporophylle morphologisch sehr stark von den Laubblättern abweichen. Bei den gleichzeitigen Koniferen dagegen gehen die Laubblätter am Grunde der Zapfen allmählich in die Mikrosporophylle über, welche in Gestalt — von außen gesehen — und in Größe eine weitgehende Ähnlichkeit mit ihnen aufweisen.

Ebenso stark weichen die einzeln sitzenden Mikrostrombili gewisser oberpermischer Koniferen von den männlichen Reproduktionsorganen der Cordaiten ab. Wie HIRMER (1937, p. 21) kürzlich bemerkt hat, sind die männlichen Zapfen der älteren Koniferen überhaupt sehr wenig bekannt, was mit ihrer meist mangelhaften Erhaltung zusammenhängt. Für unseren Vergleich der oberkarbonisch-unterpermischen mit den oberpermischen Formen kommen daher nur *Masculostrobilus Harassowitzi* FLORIN aus dem mittleren Zechstein von Büdingen in Oberhessen (FLORIN 1929 b, p. 259) und einige vermutlich zur Gattung *Ullmannia* GOEPP. zu rechnende männliche Koniferenzapfen aus dem Zechstein von Hessen, Sachsen und der Provinz Sachsen in Betracht.

In Textabb. 42 a—b sind die Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle von *Masculostrobilus Harassowitzi* wiederhergestellt. Wie bei den unterpermischen Koniferen, handelt es sich hier um Zapfen mit spiralig angeordneten, hypopeltaten und hyposporangiaten Sporophyllen ohne Untermischung mit sterilen Schuppen. Auf der Unterseite des Sporophylls befinden sich aber bei dem oberpermischen Zapfen nicht nur

<sup>20)</sup> Dieser Ausdruck ist hier wie im vorhergehenden ohne phylogenetisches Beiwerk zu verstehen.

zwei, sondern mehrere (wahrscheinlich ca. 6), vom proximalen stielartigen Teil des Sporophylls sowohl als auch unter sich freie Mikrosporangien, die in der Nähe des „Stieles“ am distalen Sporophyllteil ihren Ursprung nehmen dürften. In Zahl und Gestalt der Mikrosporangien erinnert zwar *M. Harrassowitzi* an die Cordaiten. In der Gestalt der Mikrosporangenschuppen aber ist einerseits ein beträchtlicher Unterschied vorhanden, andererseits große Ähnlichkeit mit *Lebachia* und verwandten Formen festzustellen. Ob *M. Harrassowitzi* zu *Pseudovoltzia* oder irgend einer anderen schon bekannten Kombinationsgattung gehört hat, läßt sich zur Zeit nicht sicher entscheiden, da geeignetes Material mit Epidermisstruktur der Mikrosporophylle noch fehlt. Das Büdinger Exemplar läßt zwar vermuten, daß die Spaltöffnungsapparate wie bei den



Textabb. 42. a—b. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von *Masculostrobos Harrassowitzi* FLORIN aus dem oberhessischen Zechstein (vgl. FLORIN 1929b, Taf. 5, Abb. 8—9). — 6,5/1.

a. Distalpartie einer Mikrosporangenschuppe von der Außenseite (abaxialen Seite) gesehen.

b. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) aus dem apikalen Teil eines männlichen Zapfens (Mikrosporangien punktiert).

c. Wiederherstellungsbild einer Mikrosporangenschuppe, die wahrscheinlich zur Gattung *Ullmannia* GOEPP. [*U. frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. ?] gehört (vgl. Abb. 13—14, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien punktiert). — 3,4/1.

Laubblättern von *Pseudovoltzia* nicht in Streifen, sondern in parallelen Einzelreihen angeordnet waren. Dieselbe Anordnung zeigt auch *Ullmannia*. Im folgenden kann jedoch wahrscheinlich gemacht werden, daß die Ullmannien im Gegensatz zu *Masculostrobos Harrassowitzi* durch bisporangiate Mikrosporangenschuppen gekennzeichnet waren.

Ansitzende männliche Zapfen von *Ullmannia* sind nur ausnahmsweise gefunden worden. SOLMS-LAUBACH (1884, Taf. I, Abb. 9) bildet einen solchen Fall ab [vgl. WEIGELT 1928, p. 556, Taf. XXX, Abb. 13, unter dem Namen *Strobilifer frumentarius* (SCHLOTH.) WEIGELT<sup>21)</sup>]; der Zapfen ist aber nach WEIGELT (loc. cit., p. 557)

<sup>21)</sup> WEIGELT hat unter diesem Namen offenbar verschiedene Dinge zusammengeworfen. Auf sein „*Archaeopodocarpus germanicus*“ näher einzugehen, liegt hier kein Grund vor.

schlecht erhalten. Ein zweiter Fall findet sich wahrscheinlich bei GEINITZ (1880, Taf. III, Abb. 3; vgl. Abb. 10, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit). Dieser Autor stellte sich zwar vor, daß der Zapfen zu dem benachbarten belaubten Zweig von *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. gehört hatte, glaubte aber nicht, daß dieser Zusammenhang sich an dem betreffenden Stück direkt nachweisen ließ. WEIGELT hat ebenfalls Zweifel darüber geäußert. Meines Erachtens ist der Zusammenhang wenigstens als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Daß der Zapfen männlich ist, konnte an einem ganzen Haufen von Pollenkörnern bewiesen werden (vgl. unten).

Ähnliche männliche Zapfen, die wahrscheinlich zu *Ullmannia* gehören, liegen in recht großer Zahl isoliert von verschiedenen Fundorten vor. Um einige Beispiele aus der Literatur zu erwähnen, so gehören hierher die in Abb. 10, Taf. III, bei GEINITZ 1880 und in Abb. 2, Taf. I, bei SOLMS-LAUBACH 1884 dargestellten Objekte. Das gleiche gilt für mehrere der von WEIGELT abgebildeten Zapfen [siehe WEIGELT 1928, Taf. XXX, Abb. 3—10, Taf. XXXV, Abb. 10 a—b (unter dem Namen *Strobilifer frumentarius*)]. Keiner von diesen läßt den Bau, vor allem die Gestalt der Mikrosporophylle und die Zahl der Sporangien je Sporophyll, erkennen. WEIGELT (loc. cit., Taf. XIII, Abb. 3—4) hat aber außerdem einen (als weiblich gedeuteten!) männlichen Koniferenzapfen abgebildet, der allem Anschein nach hierher gehört und deutlich hypopeltate Mikrosporophylle mit stielartigem proximalen Teil aufweist. Diese Sporophylle haben ganz sicher keinen Samen auf der Oberseite, wie WEIGELT (loc. cit., p. 486) meint, sondern Mikrosporangien an der Unterseite getragen. Der letztgenannte Zapfen zeigt — nach den Angaben von WEIGELT selbst — ähnliche Größenverhältnisse wie einige von den auf seiner Taf. XXX dargestellten männlichen Zapfen. Auch in einer späteren Arbeit (WEIGELT 1932, p. 142) spricht er in bezug auf „*Strobilifer frumentarius*“ von weiblichen Zapfen und „Karpellen“, obwohl die Abbildungen (besonders Abb. 3—4, Taf. 4) unzweifelhaft männliche Zapfen mit hypopeltaten Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophyllen veranschaulichen!

Ein von Trebnitz bei Gera in Sachsen stammender männlicher *Ullmannia*-Zapfen ist in Abb. 5, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit photographiert. Nach Mazeration im SCHULZE'schen Gemisch zeigten sich die Mikrosporophylle, obwohl schlecht erhalten, mit einer Epidermis vom *Ullmannia*-Typ versehen. Der Zapfen enthielt Haufen von Pollenkörnern. Form und Größe der Mikrosporophylle lassen vermuten, daß es sich hier um *Ullmannia Bronnii* GOEPP. handelt.

Als Reste von männlichen Ullmannienzapfen dürften auch mehrere von den unter *Strobilites Bronni* (GOEPP.) SOLMS bekannten sog. Frankenberger Sterngrauen zu deuten sein (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 19), von denen einige auf unserer Taf. CLXIX/CLXX (Abb. 13—22) dargestellt sind. Es handelt sich um mehr oder weniger unvollständig erhaltene Querscheiben von solchen Zapfen, die die stielartigen, von der Achse radiär ausstrahlenden, proximalen Teile der Mikrosporophylle zeigen, aber die hypopeltaten distalen Partien meist verloren haben. Abb. 22 auf der genannten Tafel ist jedoch meines Erachtens so zu deuten, daß hier die unterhalb der Insertionsstelle des „Stieles“ vorhandene, abgerundete Partie des distalen „Schildes“ am Rande eines von der Basis aus betrachteten Zapfens hervortritt. Abb. 13—14 sind besonders interessant. Hier liegt ein Mikrosporophyll mit zwei als Hohlräume markierten Mikrosporangien vor (vgl. Textabb. 42 c). Aus den Größenverhältnissen zu urteilen, kann es sich um *Ullmannia frumentaria* handeln.

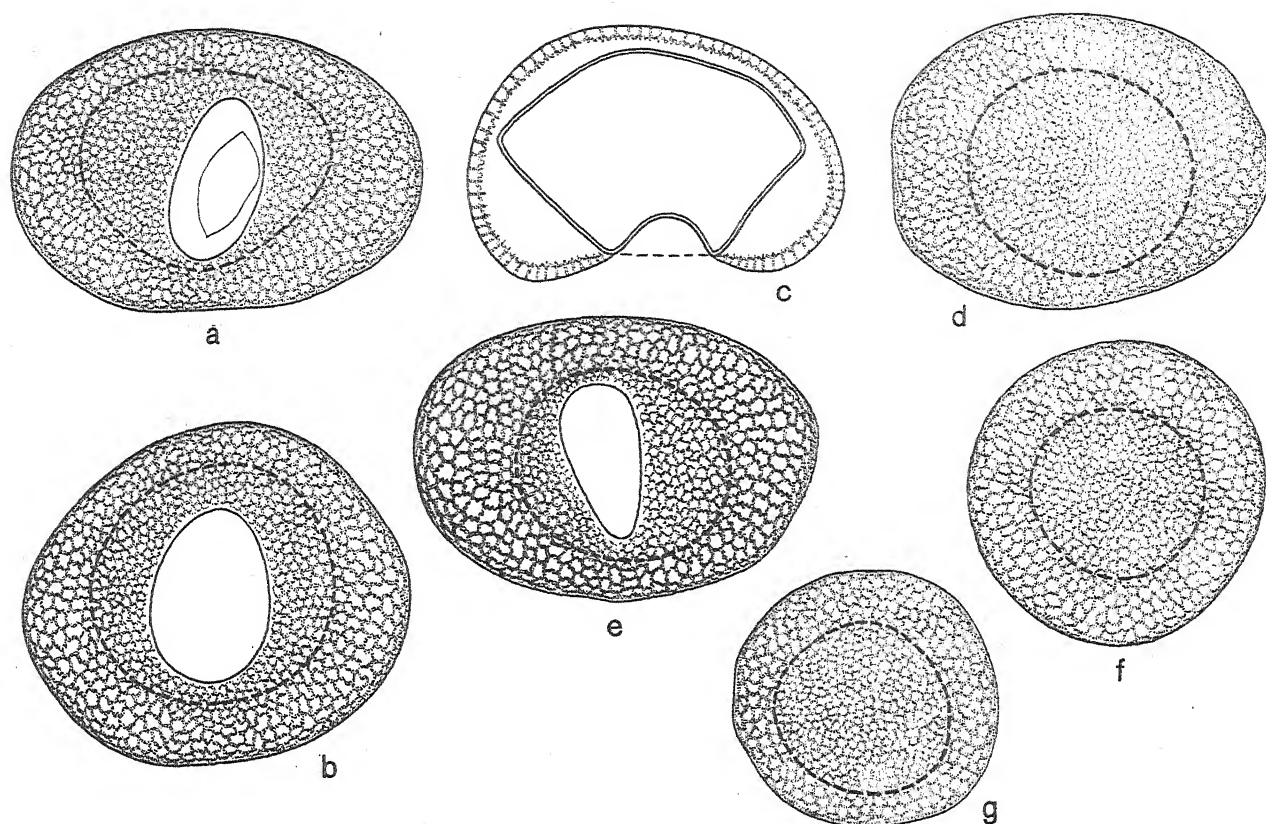
Hiermit ist also wahrscheinlich gemacht, daß die männlichen Zapfen von *Ullmannia* denjenigen von *Lebachia* und verwandten Formen sehr ähneln und daß sie, gleich wie diese, durch radiär und spiralig gestellte, hypopeltate, hypo- und bisporangiate Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle gekennzeichnet sind. Von *Masculostrobis Harrassowitzi* unterscheiden sie sich durch die dickeren und an Zahl weit geringeren

Mikrosporangien. Übrigens besitzen die derzeit bekannten männlichen Koniferenzapfen aus dem Paläozoikum sämtlich hypopeltate und hyposporangiate Mikrosporophylle.

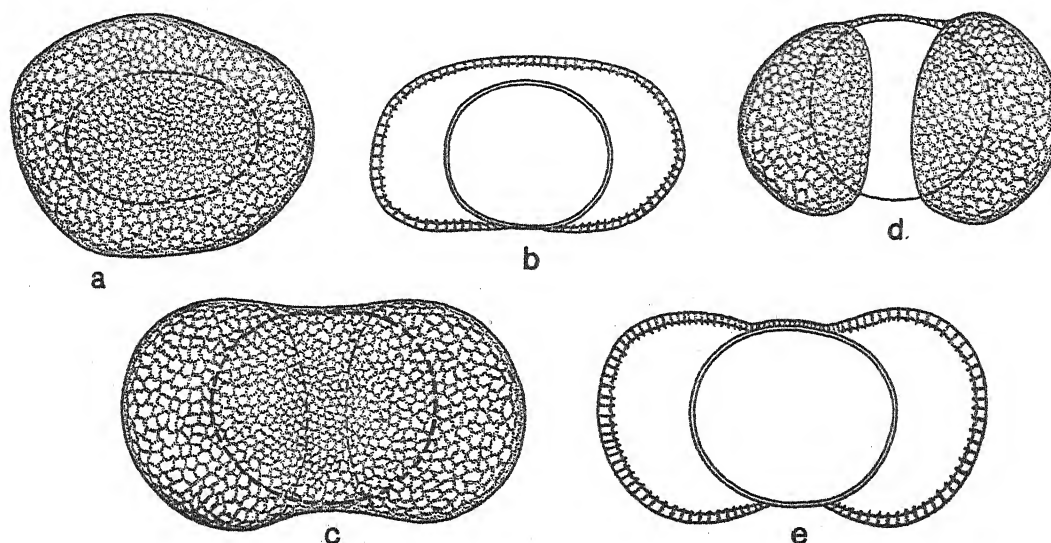
Was die mesozoischen Koniferen betrifft, so haben auch diese, soweit sie untersucht sind, hypopeltate oder mehr oder weniger flächige, hyposporangiate Mikrosporophylle (HIRMER 1937, p. 22). Eine Ausnahme soll die altmesozoische Konifere *Cheirolepis Münsteri* SCHENK bilden (HÖRHAMMER 1933, p. 24, und HIRMER 1937, p. 22). Es wird nämlich angegeben, daß ihre männlichen Zapfen wie bei *Taxus* in der heutigen Flora spiralig gestellte, ringsum-peltate Mikrosporophylle mit 10—12 unter der Schildfläche getragenen Mikrosporangien besitzen. Wenn man diesen bemerkenswerten Fall unter Benutzung der von HÖRHAMMER veröffentlichten Beschreibung und Abbildungen prüft, so fällt auf, daß die Richtigkeit seiner Deutung nicht bewiesen ist. HÖRHAMMER bemerkt selbst, daß die Kontur der Mikrosporophylle in seiner Abb. 27 A, Taf. IV, etwas undeutlich erscheint. Er fügt allerdings hinzu, daß ihre Morphologie an mazerierten Zapfen genau untersucht werden konnte und gibt dann eine Rekonstruktion (Textabb. 9), die ausgeprägt schildförmige und perisporangiate Mikrosporophylle zeigt. Es ist sehr bedauerlich, daß keine Photographie der einzelnen Mikrosporophylle als Unterlage dem Wiederherstellungsbilde beigelegt ist. Meine Zweifel sind noch durch die Angabe HÖRHAMMER's (loc. cit., p. 25), daß die Zapfen „von ganz zarten, breitschuppenförmigen, schraubig angeordneten Blättern umhüllt waren“, verstärkt worden. Daß diese „Knospenhüllblätter“ darstellen sollten, halte ich für unwahrscheinlich. Ich habe versucht, an Hand eines mir vorgelegenen *Cheirolepis*-Zapfens zu einer bestimmten Auffassung bezüglich der Morphologie der Mikrosporophylle zu kommen, mußte jedoch die Frage unentschieden lassen, da ihr Erhaltungszustand nicht gut genug war. Da aber *Cheirolepis* ohne Zweifel zu den *Coniferales* gehört, bei welchen perisporangiate Mikrosporophylle fehlen — sie sind dagegen für die *Taxales* charakteristisch —, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß auch hier hypopeltate und hyposporangiate Mikrosporophylle vorliegen.

Es bleiben noch die ältesten bekannten mit den känozoischen Koniferen in bezug auf die Morphologie der männlichen Zapfen zu vergleichen. Durch die ausgeprägte Dorsiventralität ihrer Mikrosporophylle stimmen jene mit den rezenten Koniferen auffallend überein und weichen deutlich von den *Taxales* ab, denen schildförmige, perisporangiate (TROLL 1928, p. 56, und 1932, p. 291) Mikrosporophylle zugeschrieben werden. Die paläozoischen Koniferen haben also, soweit bekannt, durchwegs hypopeltate, hyposporangiate Mikrosporophylle. Während der als *Masculostrobus Harrassowitzi* bezeichnete Zapfen aus dem oberen Perm durch die relativ große Zahl von schmal-zylindrischen Sporangien je Sporophyll einerseits an die der Cordaiten, andererseits an die der rezenten Araucariaceen erinnert — in der Gestalt der Sporophylle weicht er von den Mikrostromboli beider Gruppen ab —, ähneln die übrigen paläozoischen Formen den heutigen Pinaceen, den meisten Podocarpaceen und zum Teil den Taxodiaceen (im weiteren Sinne), da ihre Mikrosporophylle bisporangiat sind. Wenn man aber die Gesamtmorphologie berücksichtigt, entsprechen die Mikrosporophylle der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen keinem der von PILGER (1926, p. 155) erwähnten heutigen Typen. Vom Typus der Cupressaceen (einschließlich der meisten Taxodiaceen) weichen sie durch die relative Länge ihrer stielartigen proximalen Partie und die Gestalt der Sporangien ab, vom *Araucaria*-Typus durch die weit geringere Zahl der Sporangien je Sporophyll und die etwas abweichende Gestaltung der distalen Sporophyllpartie, vom Typus der Pinaceen (einschließlich mehrerer Podocarpaceen) durch die vom proximalen Sporophyllteil freien Mikrosporangien. Sie besitzen die den *Araucaria*-Typ kennzeichnende weitgehende Freiheit der Mikrosporangien sowie die meist hypopeltate Gestalt des Sporophylls und der Zweizahl der Sporangien beim Pinaceen-Typ. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den betreffenden fossilen Sporophyllen bieten die Mikrosporophylle von *Ginkgo biloba* L., bei denen aber der distale Teil weit weniger entwickelt ist.





Textabb. 43. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen einiger oberkarbonisch-unterpermischer Koniferen.

a—b. Mikrosporen von *Lebachia piniiformis* in Flächenansicht, den distalen Pol zeigend (vgl. Taf. XXV/XXVI, Abb. 12—13). — 540/1.c. Mikrospore von *Lebachia piniiformis* in einem optischen Längsschnitt, der mit der Ebene ihrer Längs- und Polachsen zusammenfällt (vgl. Taf. XXV/XXVI, Abb. 15). — 540/1.d. Mikrospore von *Lebachia hypnoides* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CV/CVI, Abb. 20). — 550/1.e. Mikrospore von *Ernestiodendron filiciforme* in Flächenansicht, den distalen Pol zeigend (vgl. Taf. CXXI/CXXII, Abb. 27). — 540/1.f. Mikrospore von *Walchianthus (Lebachia?) crassus* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 5). — 540/1.g. Mikrospore von *Walchianthus (Lebachia?) cylindraceus* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLV/CLVI, Abb. 19). — 540/1.Textabb. 44. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen von oberpermischen Koniferen, die vermutlich zu *Ullmannia* gehören. — 700/1.a. Mikrospore von cf. *Ullmannia frumentaria* (Schloth.) Goep. in Oberflächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 11).

b. Mikrospore derselben Art in einem optischen Längsschnitt, der mit ihrer Längs- und Polachse zusammenfällt (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 12).

c. Mikrospore aus einem Zapfen von cf. *Ullmannia Bronnii* Goep. in Oberflächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 9).

d. Mikrospore aus demselben Zapfen in Seitenansicht, beide Pole zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 7).

e. Mikrospore aus demselben Zapfen in einem optischen Längsschnitt, der mit ihrer Längs- und Polachse zusammenfällt (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 8).



Auf die Phylogenie der männlichen Zapfen der Koniferen gehe ich erst in einem späteren Kapitel ein. Nur so viel sei schon hier hervorgehoben, daß keine Stütze für die Annahme vorhanden ist, daß ihrer Mikrosporophyllgestaltung primär eine ausgeprägt radiäre Schildbildung zugrunde liegt (vgl. DLUHOSCH 1937).

### Morphologie der Mikrosporen.

In einigen Fällen konnten Mikrosporen oder Pollenkörner in männlichen Zapfen von oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen nachgewiesen werden. Es sind dies folgende Arten:

*Lebachia piniiformis*  
Taf. XIX/XX, Abb. 22

*Lebachia hypnoides*  
Taf. CV/CVI, Abb. 19—21  
„ CVII/CVIII, Abb. 1

*Ernestiodendron jiliciforme*  
Taf. CXXI/CXXII, Abb. 26—27  
„ CXXIII/CXXIV, Abb. 4

*Walchianthus cylindraceus*  
Taf. CLV/CLVI, Abb. 18—19

*Walchianthus crassus*  
Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 4—5.

Außerdem sind einige Pollenformen in der speziellen Darstellung unter dem Gattungsnamen *Pityosporites* beschrieben und abgebildet (Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 8—18). Da aber ihre Zugehörigkeit zu den Koniferen ungewiß ist und diese Frage zur Zeit nicht entschieden werden kann, werden sie hier nicht berücksichtigt.

Die Pollenkörner von *Lebachia* und *Ernestiodendron* gehören ein und demselben bemerkenswerten, auch die Cordaiten kennzeichnenden Typ an, den ich in der speziellen Darstellung als *Pollenites cordaitiformis* benannt habe. Er ist vor allem durch das Vorhandensein eines ringförmigen, nur am distalen Pol unterbrochenen Luftsacks, „feinkörniger“, d. h. eine netzförmig verzweigte Stäbchenschicht enthaltende Exine und einer einzigen seichten Keimfurche am distalen Pol charakterisiert. Eine zusammenfassende Beschreibung dieses Pollentyps ist S. 299 gegeben.

Textabb. 43 weist Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen bei einigen der ältesten bekannten Koniferen auf. Abb. 41 *a* und *b* stellen zwei solche vom distalen Pol betrachtete und mit einer weiten, ovalen Keimfurche in der Mitte versehene Mikrosporen von *Lebachia piniiformis* dar. In Abb. *c* ist eine Mikrospore derselben Konifere in einem optischen Längsschnitt zu sehen, der mit der Ebene ihrer Längs- und Polachsen zusammenfällt (in bezug auf diese und ähnliche, hier benutzte Ausdrücke in der Beschreibung der Pollenkörner vgl. FLORIN 1936 b). Die durch das Vorhandensein einer Stäbchenschicht gekennzeichnete Exoexine ist nur am distalen Pol unterbrochen, d. h. dort, wo die Keimfurche ausgebildet ist. Man hat im allgemeinen angegeben, daß die Luftsäcke des Pollens, z. B. bei gewissen Pinaceen, durch Spaltung der Sporenwand zwischen Exine und Intine sowie durch nachträgliches Aufblasen des Zwischenraums entstehen (vgl. z. B. GOEBEL 1932, p. 1798, und CHAMBERLAIN 1935, pp. 306—307; siehe auch FLORIN 1936 b). Nach R. POTONIÉ (1934, p. 8) können in der Exine zwei Schichten unterschieden werden, die Exoexine und die Intexine, von denen jene aus der äußeren Exolamelle und der anhängenden Stäbchenschicht besteht und diese einer mikroskopisch erkennbaren Struktur entbehrt. Nicht die Intine allein, sondern auch die Intexine soll nach ihm die Zentralpartie des Pollenkorns, d. h. die Pollenzelle umgeben. Wenn man Textabb. 43 *c* betrachtet, so wird man geneigt anzunehmen, daß POTONIÉ's Ansicht richtig ist. Die Begrenzung der Pollenzelle gegen den einzigen zusammenhängenden

Luftsack und in der Keimfurche tritt überall so scharf hervor, daß es sich in Anbetracht des Erhaltungszustandes und der verwendeten Präparationsmethode wohl um ein ziemlich festes, kutinisiertes Häutchen, d. h. eine Schicht der Exine handeln muß. Die Intine ist wahrscheinlich gänzlich zerstört und verloren gegangen. Auf der Keimstelle wurde bei *Lebachia piniformis* die Exoexine allem Anschein nach nicht ausgebildet, sondern die Intexine bildete hier allein die Außenwand. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß die in Flächenansicht als ein gegen die Keimfurche immer feinmaschigeres Netzwerk erscheinende Stäbchenschicht an den Resten der Furchenwand fehlt. Diese ist statt dessen glatt und strukturlos. Aus Textabb. 43 c ist ferner ersichtlich, daß die Mikrospore bei eintretendem Wasserverlust unter Beibehaltung der Ausspannung auf der proximalen Seite in der Distalwand zusammengezogen werden mußte, wobei die Keimfurche einen mehr oder weniger vollständigen Schutz erhielt. Beim Auskeimen dagegen wurde die Furche durch Wasseraufnahme ausgeglichen und die Intexine dann in der ehemaligen Furche aufgerissen (siehe Textabb. 41 a).

Ganz ähnlich denen von *Lebachia piniformis* sehen die Mikrosporen von *L. hypnoides* (Textabb. 43 d), *Ernestiodendron filiciforme* (Textabb. 43 e), *Walchianthus crassus* (Textabb. 43 f) und *W. cylindraceus* (Textabb. 43 g) aus, obwohl Größendifferenzen zwischen den verschiedenen Arten zum Teil vorkommen. So sind z. B. die Mikrosporen von *Lebachia hypnoides* wesentlich kleiner als die der *L. piniformis* (Länge der Längsachse des ganzen Pollenkorns 75—108  $\mu$  bzw. 115—170  $\mu$ ; Länge der Querachse 65—83  $\mu$  bzw. 85—160  $\mu$ ). In keinem Falle ist der innere Bau der Pollenzelle zu ermitteln. Tetradmarke fehlt stets. Über die Art der Teilung der Mikrosporenmutterzelle, ob simultan oder sukzedan, ist nichts bekannt.

Aus der Beschaffenheit ihrer Mikrosporen ist ersichtlich, daß die oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen durch Windbestäubung charakterisiert waren.

Durch die vorliegende Untersuchung sind die Mikrosporen der ältesten Koniferen zum ersten Male sicher bekannt gemacht. Wie ich in einer früheren Arbeit (FLORIN 1936 b, p. 626) bemerkt habe, ist es jedoch möglich, daß einige schon vor etwa 40 Jahren von C. E. BERTRAND (1899, p. 436) aus unterpermischen Kieselknollen von Buxière-les-Mines (Dép. Allier), Frankreich, beschriebene, morphologisch übereinstimmende, aber nur isoliert angetroffene Pollenkörner zum Teil ebenfalls zu *Lebachia*- oder *Ernestiodendron*-Arten gehört haben. Ich hatte damals übersehen, daß diese Pollenkörner schon ein Jahr zuvor durch denselben Autor beschrieben und auch abgebildet waren (C. E. BERTRAND 1898, p. 152, Taf. IX). Bemerkenswert ist, daß Zellwände auf der Innenseite der Intine hier stets fehlten, obwohl das Material echt versteinert (verkieselt) war. Die Buxière-Mikrosporen weichen dadurch von denjenigen der Cordaiten aus den Kieselknollen von Grand'-Croix bei Saint-Étienne ab. In inkohltem Zustande würden dagegen beide Formen ein ganz ähnliches Aussehen gezeigt haben, da nur die kutinisierten Häutchen dabei erhalten bleiben können. Isolierte Pollenkörner von Cordaiten und gleichzeitigen Koniferen können überhaupt, wenn inkohlte erhalten, nicht voneinander unterschieden werden. Auch in den Größenverhältnissen sowie in der Struktur der Exoexine stimmen sie nahe miteinander überein (vgl. FLORIN 1936 b, Taf. V—VII).

Während der Luftsack einer Mikrospore von *Cordaites*, *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchianthus* ihre proximale Seite überdeckt und nur am distalen Pol fehlt, also dort, wo die seichte Keimfurche sich befindet, so kommt es, nach den von BERTRAND gegebenen Zeichnungen zu urteilen, bei den Buxière-Mikrosporen vor, daß der Luftsack bisweilen auch am proximalen Pol unterbrochen zu sein scheint. Es kann sich in solchen Fällen entweder um mangelhafte Erhaltung der gleichen Form oder auch um Mikrosporen anderer Herkunft handeln, die mit den soeben besprochenen untermischt aufgetreten sind (vgl. Abb. 10, 11, 15—18, Taf. CLXIII/CLXIV, in der vorliegenden Arbeit), wobei im letzteren Falle ein einziger ringförmiger Luftsack oder auch zwei voneinander getrennte Luftsäcke vorhanden sind (*Pityosporites* SEWARD). Mikrosporen vom *Pityosporites*-Typ sind

sogar aus der Gondwana-Formation Indiens, Australiens und Brasiliens bekannt gemacht (siehe VIRKKI 1937, p. 428, Taf. XXXII, und Abb. 20, Taf. CLXV/CLXVI, in der vorliegenden Arbeit). Wie sich die später von VIRKKI (1939, p. 7, Taf. I) in Gondwana-Tilliten von Australien und in den unteren Gondwana-Schichten Indiens nachgewiesenen, mit anscheinend ringförmigem Luftsack versehenen Sporen zu *Pollenites cordaitiformis* aus dem Oberkarbon und Unterperm von Europa und Nordamerika morphologisch verhalten, ist aus der Beschreibung und den Abbildungen nicht sicher zu ersehen.

Mikrosporen mit Luftsäcken kommen auch bei den oberpermischen Koniferen vor (vgl. S. 328). Wie im vorhergehenden erwähnt wurde, halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß der in Abb. 5, Taf. CLXIX/CLXX, dargestellte männliche Koniferenzapfen zu *Ullmannia Bronnii* GOEPP. gehört. Dieser enthält zahlreiche Mikrosporen oder Pollenkörner, von denen einige in Abb. 6—9 auf derselben Tafel dargestellt sind (vgl. auch Textabb. 44 c—e). Obwohl ihr Erhaltungszustand nicht sehr gut ist, glaube ich annehmen zu können, daß hier zwei voneinander getrennte Luftsäcke vorhanden sind (*Pityosporites*<sup>22)</sup>), die am distalen Pol an eine Keimfurche grenzen und auch am proximalen Pol unterbrochen sind. In keinem Falle habe ich auch nur Andeutungen eines Zusammenhanges der Luftsäcke über der proximalen Polkappe der Pollenzelle beobachtet. Im übrigen ist aber große Ähnlichkeit mit den *Lebachia*-Mikrosporen vorhanden, und zwar in der Struktur sowohl der Exoexine als auch der Intexine.

Dieses Ergebnis ist um so bemerkenswerter, als ich später aus dem in Abb. 10, Taf. CLXIX/CLXX, dargestellten, höchstwahrscheinlich zu *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. gehörenden männlichen Zapfen Mikrosporen in Haufen isolieren konnte, die morphologisch allem Anschein nach dem Typus von *Pollenites cordaitiformis* entsprechen (Abb. 11—12, Taf. CLXIX/CLXX; Textabb. 44 a—b). Es hat also den Anschein, als ob innerhalb der Gattung *Ullmannia* eine Reduktion in der Ausbildung des ursprünglich einfachen Luftsackes und dessen Aufteilung in zwei stattgefunden hat. Außerdem ist zu bemerken, daß die oberpermischen Mikrosporen durchgehends kleiner als die der ältesten Koniferen sind.

Isolierte Mikrosporen, die denen des hier als cf. *Ullmannia Bronnii* bezeichneten Koniferenzapfens mehr oder weniger genau entsprechen, sind von LÜCK (1913, p. 29; vgl. WEIGELT 1928, p. 534, und REISSINGER 1939, p. 14) aus dem mitteldeutschen Zechstein nachgewiesen worden. Sie dürften Koniferen angehört haben. WEIGELT scheint zu glauben, daß es sich um Podocarpaceen-Pollen handelt, eine Annahme, zu der kein Grund vorliegt.

Aus dem älteren Mesozoikum kennen wir Koniferen-Mikrosporen sowohl mit Luftsäcken als auch ohne solche. Dagegen fehlen von der Trias an gänzlich Mikrosporen von dem unter den Koniferen des Paläozoikums dominierenden Typ, *Pollenites cordaitiformis*, mit seinem einzigen, auch die proximale Polkappe überdeckenden und nur an der distalen Keimfurche unterbrochenen Luftsack. Als Beispiel triassischer Mikrosporen von Koniferen nenne ich diejenigen, die von WILLS (1910, p. 289, Taf. XXI, Abb. 6—7) in männlichen, mit Vorbehalt zu *Voltzia heterophylla* BRONGN. gezogenen Zapfen aus dem unteren Keuper von Worcestershire, England, nachgewiesen wurden und dem *Pityosporites*-Typ entsprechen dürften. Dieser Typ kommt dann auch häufig in jüngeren, kretazeischen und tertiären Ablagerungen vor. Demgegenüber besitzt *Cheirolepis Mün-*

<sup>22)</sup> Die künstliche Gattung *Alisporites* DAUGHERTY (DAUGHERTY 1941, p. 98) wurde kürzlich für geflügelte fossile Mikrosporen aufgestellt, „that apparently are not related to the *Abietineae* or *Podocarpaceae*“. *Pityosporites* SEWARD sollte nach diesem Autor ausschließlich für solche Formen verwendet werden, die sicher mit den Abietineen verwandt sind. Meines Erachtens ist der Vorschlag DAUGHERTY's nicht hinreichend begründet.

Der von ZALESSKY (1939, p. 326) für koniferenartige Pollen mit zwei Luftsäcken vorgeschlagene Gattungsname *Pemphigaletes* ist mit *Pityosporites* synonym und also überflüssig.



*steri* SCHIMP. aus dem Rhät-Lias von Franken nach HÖRHAMMER (1933, p. 25, Taf. IV, Abb. 27 Aaa—Aab) kleine, tetraëdrische, vielfach noch im Tetradenverband angetroffene Mikrosporen mit granulierter Exine, aber ohne Flugblasen. Im eoänen Ölschiefer der nordamerikanischen Green River-Formation fand WODEHOUSE (1933, p. 484) zahlreiche Koniferen-Mikrosporen, die zum Teil mit Luftsäcken versehen waren, zum Teil solche entbehrten, und als zu Pinaceen- und Taxodiaceen-Gattungen gehörig identifiziert werden konnten. Etwa dasselbe Bild ergeben auch andere alttertiäre und jüngere Tertiärablagerungen auf der Nord-Hemisphäre.

Während die Koniferen-Mikrosporen des Paläozoikums durchwegs eine deutlich differenzierte, obwohl seichte Keimfurche am distalen Pol aufweisen, ist diese Eigenschaft im Laufe der geologischen Zeit weniger fixiert worden. Innerhalb der rezenten Koniferen einschließlich der *Taxales* ist eine große Mannigfaltigkeit im äußeren Bau der Mikrosporen vorhanden. Bei mehreren Gattungen (z. B. *Taxus*, *Larix*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Cupressus* und *Juniperus*) ist für den Keimungsvorgang sogar keine besondere Stelle mehr vorgesehen, obwohl die Mikrospore beim Auskeimen auch hier keineswegs ganz unregelmäßig aufplatzt (R. POTONIÉ 1934, p. 12). POHL (1929, p. 65) spricht in diesem Zusammenhang von „trocken unregelmäßig geschrumpftem Pollen ohne präformierte Austrittsstellen“ und hält diesen Typ innerhalb der Koniferen für reduziert im Vergleich mit dem ursprünglicheren, „trocken einfurchigen“ (= monocolpaten nach WODEHOUSE 1935) Pollen. Die ältesten Koniferen-Mikrosporen müssen als verhältnismäßig hoch entwickelt bezeichnet werden, da ihre Exine kräftig ist, eine komplizierte Struktur aufweist und überdies eine von einem oder zwei Luftsäcken geschützte Keimfurche zur Ausbildung gekommen ist. Diesen gegenüber weisen die Mikrosporen der heutigen Pinaceen mehr oder weniger fortgeschrittene Reduktionserscheinungen auf. Am wenigsten reduziert sind solche Formen, welche noch wohlausgebildete Flugblasen und eine distale Keimfurche besitzen. Unter ihnen findet man sogar in Ausnahmefällen Mikrosporen mit einem einzigen ringförmigen Luftsack, der aber niemals so stark wie bei *Pollenites cordaitiformis* entwickelt ist, sondern stets eine proximale Polkappe frei läßt. Ein Beispiel hierfür ist nach WODEHOUSE (1935, pp. 265—266, Taf. III, Abb. 2 und 8) *Abies nobilis* LINDL.; ein anderes stellt *Pinus silvestris* L. dar (FLORIN 1936 b, pp. 638—639, Textabb. 4 c—e). Wenn solche Mikrosporen von irgend einem der beiden Pole aus betrachtet wird, ergibt sich eine große Ähnlichkeit mit dem Cordaiten- und ältesten Koniferenpollen.

Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 277) ist ein ähnlicher Fall auch bei *Podocarpus macrophyllus* (THUNB.) DON beobachtet worden. Sonst finden sich Mikrosporen mit zwei Luftsäcken auch bei zahlreichen rezenten Podocarpaceen. Andere haben aber solche mit 3—6 kleineren Flugblasen, während diejenigen der Gattung *Saxegothaea* Flugblasen völlig entbehren. Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 274) unterscheiden sich die mit zwei Flugblasen versehenen Mikrosporen der Podocarpaceen von den mit Luftsäcken versehenen unter den Pinaceen durch „their smaller size, their sharply delineated germinal furrow, the flaccid nature and extreme variability of the bladders among the different species“.

Von Interesse ist außerdem noch die Tatsache, daß die Mikrosporen der rezenten Araucariaceen weit schärfer von denen der ältesten Koniferen abweichen als besonders die mit Luftsäcken versehenen unter den Pinaceen. Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 246) haben die Mikrosporen der Araucariaceen keine wirkliche Keimfurche und weichen außerdem in der Struktur der Exine von allen anderen Koniferen ab.

Zum Schluß sei hervorgehoben, daß die Untersuchung der ältesten Vertreter der nord-hemisphärischen Koniferen die relative Ursprünglichkeit der mit einer distalen Keimfurche und einer bzw. zwei größeren Luftsäcken versehenen Pollentypen gezeigt hat. Hinsichtlich der phylogenetischen Wertigkeit des Pollentyps der heutzutage südhemisphärischen Araucariaceen lassen die erzielten Ergebnisse weniger bestimmte Folgerungen zu.

## Anatomie der Reproduktionsorgane.

### Die weiblichen Zapfen.

Da kein echt versteinertes Material vorliegt, ist naturgemäß unsere Kenntnis von der Anatomie und Histologie der weiblichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen und deren verschiedener Organe äußerst mangelhaft. Sie beschränkt sich in der Tat hauptsächlich auf die Epidermisstruktur der Tragblätter (Deckschuppen, Brakteen), der sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe und des Integumentes der Samenanlagen. Daneben kann nur etwas über die Struktur der Makrosporenmembran mitgeteilt werden. Ich wiederhole hier nicht, was schon auf S. 433 in der vorliegenden Arbeit über den inneren Bau der Samenanlagen angeführt worden ist.

Außerdem ist zu bemerken, daß diese zwanghaft einseitige anatomische Untersuchung der weiblichen Zapfen sich nur auf drei *Lebachia*-Arten bezieht, da es im übrigen auch noch an geeignetem inkohlten Material fehlt.

Die unverholzten gegabelten Tragblätter der weiblichen Zapfen von *Lebachia piniformis* haben auf der Oberseite zwei papillöse Spaltöffnungsstreifen, die von je einer breiten, diffusen Basis mit weit voneinander entfernten und in kürzeren, unregelmäßigen Reihen liegenden, längsgestellten Spaltöffnungsapparaten (Abb. 23, Taf. XIX/XX) aus apikalwärts verschmälert und mehr geschlossen werden (Abb. 18 und 22, Taf. XXI/XXII). In jeden Gabelzipfel läuft ein Spaltöffnungsstreifen (Abb. 7, Taf. XV/XVI, und Abb. 19, Taf. XVII/XVIII). Oberhalb der basalen Region sind die Spaltöffnungsapparate mäßig dicht und ziemlich unregelmäßig angeordnet, obwohl im allgemeinen längsgerichtet. Im übrigen zeigt die Epidermis der Oberseite zahlreiche Haarbasen (Abb. 22, Taf. XVII/XVIII), die basalwärts in den marginalen Längszonen häufiger werden, und ferner dichtstehende, obwohl einzeln je Zelle angeordnete, kurze und abgerundete Kutikularpapillen (Abb. 10, Taf. XV/XVI; Abb. 24, Taf. XVII/XVIII). Abortierte Spaltöffnungsapparate kommen wie bei den Laubblättern bisweilen in der medianen Längszone vor (Abb. 18 und 22, Taf. XXI/XXII). Das Aussehen der haplocheilen Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht geht aus Abb. 8, Taf. XV/XVI, und Abb. 24—25, Taf. XIX/XX, hervor; sie stimmen im Bau mit denen der Laubblätter überein.

Die Epidermis der Unterseite hat in der mittleren und apikalen Region keine Spaltöffnungsapparate und wenig Kutikularpapillen, aber zahlreiche Haarbasen aufzuweisen (Abb. 26, Taf. XV/XVI). In der basalen Region findet man jedoch einige den oberseitigen Spaltöffnungsstreifen entsprechende, kurze, weit voneinander entfernte und unregelmäßig verlaufende Reihen von Spaltöffnungsapparaten (Abb. 21, Taf. XVII/XVIII), welche Reihen in zwei Gruppen, je einer auf jeder Seite der Medianlinie, auftreten. Die Tragblätter sind also wie die Laubblätter amphistomatisch. Die unterseitigen Spaltöffnungsapparate stimmen im Bau mit den oberseitigen gut überein, sind aber unregelmäßiger orientiert. Haarbasen treten auch in der basalen Zone reichlich auf (Abb. 23, Taf. XVII/XVIII).

Der Rand der Tragblätter ist in der basalen Region mit meist 0,1—0,5 mm langen, haarähnlich ausgezogenen Zähnen besetzt (Abb. 25, Taf. XV/XVI).

Mit der morphologischen Erscheinung, daß die Laubblätter allmählich in die Tragblätter am Grunde des weiblichen Zapfens übergehen, hängt zusammen, daß Laubblätter und Tragblätter in der Epidermisstruktur fast völlig miteinander übereinstimmen.

So weit sie bekannt sind, verhalten sich die Tragblätter der weiblichen Zapfen von *Lebachia garnettensis* (Abb. 25—26, Taf. LI/LII) und *L. hypnoides* (Abb. 11—14, Taf. CIX/CX) in der Epidermisstruktur ähnlich

denen von *L. piniformis*. Die spezifischen Unterschiede sind gering und gehen mit den entsprechenden Differenzen in der Epidermisstruktur der Laubblätter parallel.

So weit bisher festgestellt ist, haben die sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe bei *Lebachia* (*L. piniformis*) ihre Spaltöffnungsapparate im Gegensatz zu den Laubblättern und der Tragblätter nicht in Streifen oder Gruppen angeordnet, sondern beiderseits in kürzeren, mehr oder weniger unregelmäßig verlaufenden Längsreihen oder noch unregelmäßiger verstreut (Abb. 27, Taf. XV/XVI, und Abb. 1—3, Taf. XXI/XXII). Dies gilt für die ganze Schuppe, und es handelt sich also nicht um Streifen, die basalwärts in einzelnen Reihen aufgelöst sind. Die Spaltöffnungsapparate sind meist längs- oder schief-, seltener quergestellt. Die Schuppenepidermis zeigt ferner auf beiden Seiten kurze, stumpfe oder abgerundete, einzeln je Zelle stehende Kutikularpapillen und Basen von einzelligen, kurzen Haaren (Abb. 26—27, Taf. XIX/XX), welche ähnlich wie die Haarbasen bzw. Haarkörper der Tragblätter und Laubblätter gebaut sind. Die Spaltöffnungsapparate (Abb. 30, Taf. XV/XVI, und Abb. 4—6, Taf. XXI/XXII) stimmen im Bau gleichfalls mit denen der Tragblätter und Laubblätter überein. Sie sind haplocheil, meist monozyklisch und mit einer mäßigen Anzahl perigener, papillöser Nebenzellen versehen. Die Merkmale der Antiklinalwände und die Größenverhältnisse der Epidermiszellen, Spaltöffnungsapparate, Haarbasen und Kutikularpapillen sind ganz dieselben bei den sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe wie bei den Tragblättern und den Laubblättern.

Die Außenepidermis des Integumentes der Samenanlagen trägt meist längsgestellte Spaltöffnungsapparate, die ganz übereinstimmend mit denen der sterilen Schuppen angeordnet sind (Abb. 12, Taf. XV/XVI, und Abb. 7—9, Taf. XXI/XXII), d. h. rings herum in kurzen Reihen oder noch unregelmäßiger. Im Bau stimmen sie mit denen der sterilen Schuppen, der Tragblätter und der Laubblätter überein (Abb. 13, Taf. XV/XVI, und Abb. 11—12, Taf. XXI/XXII). Es handelt sich also auch hier um haplocheile, vorwiegend monozyklische Apparate mit einer mäßigen Anzahl perigener Nebenzellen. Außerdem kommen kurze, rundliche Kutikularpapillen und Haarbasen von gewöhnlichem Aussehen an der Außenfläche des Integumentes vor (Abb. 14, Taf. XV/XVI, und Abb. 10, Taf. XXI/XXII).

Ein Überblick über die soeben zusammengefaßten Ergebnisse der Untersuchung über die Epidermisstruktur der verschiedenen, zum weiblichen *Lebachia*-Zapfen gehörenden Organe lehrt, daß diese Struktur weitgehend fixiert ist und überall dieselben Elemente wie bei den Laubblättern aufweist. Konstant ist also auch der Bau der Spaltöffnungsapparate. Ich habe früher nachgewiesen, daß bei den rezenten Koniferen Entwicklungsmodus und fertiger Bau dieser Apparate in ihren Hauptzügen von Form, Größe, Lage und Richtung der sie tragenden Organe unabhängig sind, und daß sie daher die am meisten charakteristischen Züge der Epidermis darstellen. Die Spaltöffnungsapparate der paläozoischen Gattung *Lebachia* verhalten sich ebenso. Weitere Belege für die Ansicht, daß dieses Ergebnis für die Gymnospermen allgemeingültig ist, lieferten meine Untersuchungen über die Spaltöffnungsapparate der rezenten *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (FLORIN 1934, p. 264) und der mesozoischen *Williamsonia*-, *Williamsoniella*- und *Wielandiella*-Blüten (*Bennettitales*) (FLORIN 1933c, p. 1).

Weniger konstant als der Bau der Spaltöffnungsapparate ist ihre Verteilung, die bei den Koniferen im allgemeinen innerhalb gewisser Grenzen variieren kann, und zwar vorzugsweise im Zusammenhang mit Veränderungen der Form, Größe, Lage und Richtung der sie tragenden Organe (FLORIN 1931). Bei *Lebachia* ist in dieser Beziehung der Gegensatz zwischen Laubblättern und Tragblättern in den weiblichen Zapfen einerseits und den sterilen und fertilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe andererseits von großem Interesse. Während jene sich sowohl in der Gestalt als auch in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate wie echte Laubblätter verhalten, zeigen die Elemente der Samenschuppenkomplexe in diesen Merkmalen und vermut-

lich auch im Bau der Leitbündel (vgl. die Cordaiten) Andeutungen an Achsennatur. Die reihenweise Anordnung der Spaltöffnungsapparate ist bei den ältesten Koniferen außerdem von den dicken und wenig abgeflachten Laubblättern von *Ernestiodendron* beibehalten worden. Über die Epidermisstruktur der sterilen und fertilen Schuppen in den Samenschuppenkomplexen dieser Gattung sind wir zwar nicht näher unterrichtet. Aus dem Verhalten bei *Lebachia* zu urteilen und mit Rücksicht auf ihre Gestaltung dürfte aber die Vermutung berechtigt sein, daß die Spaltöffnungsapparate auch bei ihnen in Einzelreihen angeordnet waren.

Da *Lebachia* nicht nur die bisher einzige unter den ältesten fossilen Koniferengattungen ist, die hinsichtlich der Epidermisstruktur der verschiedenen, zum weiblichen Zapfen gehörenden Organe untersucht werden konnte, sondern entsprechende Angaben auch für die mesozoischen Gattungen fehlen, sind irgendwelche Vergleiche vorläufig ausgeschlossen. Auch was die rezenten Koniferen betrifft, stehen diesbezügliche Untersuchungen noch aus. SCHNARF (1937, p. 12) hat aber die Epidermis der Sarkotesta bei einigen rezenten Koniferensamen untersucht und dabei u. a. gefunden, daß die an der Samenoberfläche auftretenden Spaltöffnungsapparate mit denen der vegetativen Organe im Bau übereinstimmen. SCHNARF vermutet, daß eine auf großes Material sich ausdehnende gründliche Untersuchung der Epidermismerkmale bei dem Integument bzw. der Sarkotesta der Gymnospermensamen in verschiedener Hinsicht bemerkenswerte Ergebnisse liefern würde.

Was endlich die Makrosporenmembran bei den Samenanlagen von *Lebachia* betrifft, so habe ich für *L. piniformis* feststellen können, daß das Exospor mäßig dick ist und eine ähnlich körnige Struktur aufweist wie bei gewissen rezenten Gymnospermensamen (Abb. 19, Taf. XXI/XXII). Diese wird bekanntlich von radial gestellten Fasern hervorgerufen. Wie SCHNARF (1937, p. 19) bemerkt, ist die Makrosporenmembran in mazeriertem inkohltem Material leicht von den Kutikularhäuten zu unterscheiden, da jener ein Zellennetz stets fehlt und durch ihr körniges Aussehen auffällt. Der genannte Autor (1933, p. 67) wendet sich gegen die Ansicht, daß Dicke und Bau der Makrosporenmembran als Hinweis auf das phylogenetische Alter der Gymnospermengruppen verwendet werden könnte. Es fehlt uns an Material, um diese Frage von paläobotanischer Seite aus zu beleuchten.

### Die männlichen Zapfen.

Auch von den männlichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen fehlt es an Material, dessen Erhaltungszustand den anatomischen und histologischen Bau klären könnte. Zwar stehen in einigen Fällen inkohlte Reste zur Verfügung, die die äußere Morphologie der Mikrosporen erkennen lassen. Von den Mikrosporangien konnten aber keine brauchbaren Präparate hergestellt werden. Nur die Epidermisstruktur der Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle in ihrem distalen, hypopeltaten Teil ist bei ein paar *Lebachia*-Arten und gewissen, wahrscheinlich mit ihnen verwandten Formen einem eingehenderen Studium zugänglich.

Die untersuchten Mikrosporophylle sind entweder epistomatisch (?) oder amphistomatisch [*Walchianthus* (*Lebachia*?) *papillosus*]. Auf der Oberseite sind zwei papillöse, apikalwärts verschmälerte Spaltöffnungsstreifen und drei stomatafreie Längszonen vorhanden (Abb. 9, Taf. XXV/XXVI; Abb. 14, Taf. CV/CVI; Abb. 15, Taf. CLV/CLVI; Abb. 2, 8—9, Taf. CLVII/CLVIII), von welchen die mediane bisweilen einzelne abortierte Spaltöffnungsapparate aufweist (Abb. 9 und 13, Taf. CLVII/CLVIII). Außerdem zeigt die Mikrosporophylloberseite Haarbassen und Kutikularpapillen von dem bei *Lebachia* gewöhnlichen Aussehen (Abb. 15, Taf. CV/CVI; Abb. 12, Taf. CLVII/CLVIII). Die Unterseite der Mikrosporophylle zeigt in ihrem distalen Teil entweder keine (?) oder auch wenige Spaltöffnungsapparate in zwei schmalen Gruppen (Abb. 10, Taf. CLVII/CLVIII), ferner reichlich und einzeln je Zelle auftretende Haarbassen (Abb. 10, Taf. XXV/XXVI; Abb. 16,

Taf. CV/CVI; Abb. 16, Taf. CLV/CLVI; Abb. 10, Taf. CLVII/CLVIII). Die Ränder des distalen Teils der Mikrosporophylle tragen feine Zähne, welche in der basalen Region zu Haaren verlängert sind (Abb. 13, Taf. CV/CVI; Abb. 14, 17 und 18, Taf. CLV/CLVI; Abb. 3 und 11, Taf. CLVII/CLVIII). Die Spaltöffnungsapparate endlich sind haplocheil, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch und mit einer mäßigen Anzahl perigener, papillöser Nebenzellen versehen (Abb. 17—18, Taf. CV/CVI; Abb. 14, Taf. CLVII/CLVIII).

Abgesehen vom stielartigen, proximalen Teil, der hinsichtlich der Epidermisstruktur noch unbekannt ist, zeigen die Mikrosporophylle der untersuchten Formen in der Struktur der Epidermis große Ähnlichkeit mit den entsprechend gestellten Laubblättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung und den Tragblättern in den weiblichen Zapfen von *Lebachia*, eine Tatsache, die die Homologie dieser Organe bestätigt.

Da die Epidermisstruktur der Mikrosporophylle nicht nur bei den übrigen paläozoischen, sondern überhaupt bei den fossilen Koniferen unbekannt oder nur wenig untersucht ist, kommen Vergleiche mit ihnen nicht in Betracht. Es ist aber anzunehmen, daß sowohl diese als auch die rezenten Koniferen sich in der Regel prinzipiell wie *Lebachia* verhalten, obwohl besonders in der Ausbildung von Spaltöffnungsapparaten bei vielen jüngeren Formen Reduktion eingetreten sein dürfte (vgl. THIBOUT 1896).

---



## Tafel-Erklärungen zu den Tafeln CLXVII—CLXXII.

Die photographischen Abbildungen sind vom Verfasser hergestellt. Für Mikroaufnahmen wurde die Horizontal-Vertikal-Kamera (18 × 24 cm) von CARL ZEISS in Jena mit einer von derselben Firma gelieferten optischen Ausrüstung benutzt. Die Makrophotos wurden gleichfalls mit Zeiss-Objektiven hergestellt. Auf den Tafeln sind (zu Vergleichszwecken) nur die kleineren Vergrößerungen angegeben.

### Tafel CLXVII/CLXVIII.

#### Abb. 1—3: *Lebachia hypnoides* (BRONGN.) FLORIN.

- Abb. 1: Der in Abb 17, Taf. XCIX/C, dargestellte weibliche Zapfen, vergrößert. — 4,5/1.  
Abb. 2—3: Deutsches Reich: Sudetengau, Ottendorf bei Braunau. Oberrotliegendes. (Inst. f. Paläobot. Preuß. Geol. Landesanst. Berlin.)  
Abb. 2: Partie eines weiblichen Zapfens. — 1/1.  
Abb. 3: Teil desselben vergrößert, um die Samenschuppenkomplexe von der der Abstammungsachse abgekehrten Seite aus zu zeigen. — 5/1.

#### Abb. 4: *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* FLORIN.

- Abb. 4: Partie des in Abb. 6, Taf. CLIII/CLIV, dargestellten weiblichen Zapfens, vergrößert. — 2,7/1.

#### Abb. 5: *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* FLORIN.

- Abb. 5: Samenanlage aus dem in Abb. 3, Taf. CXLV/CXLVI, dargestellten Zapfen (oben links). — 6/1.

#### Abb. 6—11: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. [Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmuseum Stockholm n. S. 3404 (Abb. 7—9) und S. 3446 (Abb. 6, S. 10—11).]

- Abb. 6—9: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Längsschnitt. — 24/1 (Abb. 6—7), 20/1 (Abb. 8) bzw. 15/1 (Abb. 9).  
Abb. 10: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschnitt. — 24/1.  
Abb. 11: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe in Marginalansicht, zwei terminale aufrechte Mikrosporangien mit ihren Leitbündeln zeigend. — 60/1.

#### Abb. 12—13: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3404.)

- Abb. 12: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im tangentialen Längsschnitt. — 15/1.  
Abb. 13: Distalpartien von Mikrosporangenschuppen mit terminalen, aufrechten Mikrosporangienbüscheln. — 30/1.

## Tafel CLXIX/CLXX.

Abb. 1—2: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3404.)

- Abb. 1: Der in Abb. 12—13, Taf. CLXVII/CLXVIII, photographierte Mikrosporangenschuppenkomplex im exzentrischen, etwa halbwegs zwischen der Außenfläche und der Achse geführten Längsschnitt, die spiralige Anordnung der sterilen und fertilen Schuppen zeigend. — 15/1.
- Abb. 2: Derselbe Mikrosporangenschuppenkomplex im medianen Längsschnitt, um die Verteilung der Mikrosporangenschuppen zu veranschaulichen. — 15/1.

Abb. 3—4: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3446 bzw. S. 3472.)

- Abb. 3: Der in Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, dargestellte Mikrosporangenschuppenkomplex in einem Querschnitt, der tiefer als dort geführt ist. — 24/1.
- Abb. 4: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschnitt, mit Mikrosporangien, die zum Teil reife Pollenkörner enthalten (vgl. auch FLORIN 1936b, Taf. V, Abb. 1). — 24/1.

Abb. 5—9: cf. *Ullmannia Bronnii* GOEPP.Deutsches Reich: Sachsen, Trebnitz bei Gera. Unterer Zechstein.  
(Geol.-Paläont. Abteil. Nationalmus. Prag.)

- Abb. 5: Isolierter männlicher Zapfen. — 1/1.
- Abb. 6—9: Pollenkörner aus diesem Zapfen in verschiedenen Ansichten. — 1000/1.

Abb. 10—12: *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP.Deutsches Reich: Sachsen, Trebnitz bei Gera. Unterer Zechstein.  
(Staatl. Mus. f. Miner. u. Geol. Dresden n. 30/9.)

- Abb. 10: Beblätterter Seitenzweig mit wahrscheinlich dazu gehörendem männlichen Zapfen (Orig. zu H. B. GEINITZ 1880, Taf. III, Abb. 3). — 1/1.
- Abb. 11—12: Pollenkörner aus diesem Zapfen in Flächen- bzw. Marginalansicht. — 1000/1.

Abb. 13—22: Querscheiben von männlichen Koniferenzapfen, allem Anschein nach zur Gattung  
*Ullmannia* GOEPP. gehörig [= *Strobilites Bronni* (GOEPP.) SOLMS *partim*].

Deutsches Reich: Hessen, Frankenberg. Zechstein (Geol.-Paläont. Inst. Univ. Marburg a. d. Lahn.)

- Abb. 13—14: Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von oben gesehen, mit zwei Sporangien als Abdrücke erhalten. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 15—16: Männlicher Zapfen quer abgebrochen, mit zahlreichen, von der zentralen Achse ausstrahlenden, stielartigen Mikrosporophyllbasen; die hypopeltaten Distalpartien der Mikrosporophylle sind nicht erhalten. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 17—18: Desgleichen. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 19—20: Desgleichen. — 1/1 bzw. 3,2/1.

Abb. 21—22: Männlicher Zapfen quer abgebrochen, die Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von unten zeigend. Die Vorsprünge am Rande dürften von demjenigen Teil der Distalpartien der Schuppen hervorgerufen worden sein, die sich unterhalb der Ansatzstelle des „Stieles“ befanden. — 1/1 bzw. 3.2/1.

Abb. 23—24: *Walchianthus spec.*

Deutsches Reich: Thüringer Wald, Gottlob bei Friedrichroda. Unterrotliegendes: Goldlauterer Schichten.  
(Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 23: Querscheibe eines männlichen Zapfens, mit der zentralen Achse und von ihr ausstrahlenden Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophyllen). — 5/1.

Abb. 24: Die Zapfenachse mit einer von den Mikrosporangenschuppen. — 12/1.

#### Tafel CLXXI/CLXXII.

Abb. 1—11: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 1—4: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschliff (n. S. 3422).

Abb. 1: Übersichtsbild. — 24/1.

Abb. 2: Zentralpartie davon vergrößert, mit Mikrosporangenschuppen und Sporangienbüscheln. — 100/1.

Abb. 3—4: Mikrosporangenschuppen, in ihrem distalen Teil quergeschnitten. — 100/1.

Abb. 5: Mikrosporangenschuppe im Längsschliff, Leitbündelabelungen unterhalb der Sporangienbasen zeigend (n. S. 3456). — 35/1.

Abb. 6: Mikrosporangium, das abnormerweise in einen sterilen, schuppenartigen Zipfel ausläuft (n. S. 3446 G 1). — 35/1.

Abb. 7—9: In verschiedenen Niveaus quergeschnittene Mikrosporangienbüschel, von denen die in Abb. 7 und 8 dargestellten zu ein und derselben männlichen Blüte gehören (n. S. 5104 bzw. S. 3416). — 100/1.

Abb. 10: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe (n. S. 3404 A 4) — 25/1.

Abb. 11: Partie eines Mikrosporangenschuppenkomplexes im Querschliff; in der Mitte eine schief geschnittene Mikrosporangenschuppe mit dem einen von den beiden sterilen distalen Zipfeln links und dem schlecht erhaltenen Sporangienbüschel rechts (n. S. 3422). — 75/1.

Abb. 12—20: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 12: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im tangentialen Längsschliff (n. S. 3422). — 30/1.

Abb. 13: Mikrosporangenschuppe in ihrem distalen Teil, aus dem in voriger Abbildung dargestellten Komplex. — 60/1.

Abb. 14: Partie aus einem Mikrosporangenschuppenkomplex im Querschliff, mit in verschiedenen Niveaus quergeschnittenen Sporangienbüscheln (n. S. 3422). — 100/1.

Abb. 15: Querschliff durch den basalen Teil eines Mikrosporangienbüschels (n. S. 5104). — 100/1.

Abb. 16: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe im Längsschliff (n. S. 3458). — 75/1.

Abb. 17—18: Mikrosporangienbüschel im Querschliff [n. S. 3446 (vgl. Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII) bzw. S. 3472 (vgl. FLORIN 1936 b, Taf. V, Abb. 1)]. — 100/1.

Palaeontographica. Bd. LXXXV. Abt. B. Tafelerklärungen.

Abb. 19—20: Medianes Leitbündel in der Spreite zweier Schuppen eines Mikrosporangienschuppenkomplexes im Querschliff (n. 5104). — 500/1.

Abb. 21—22: *Cordaianthus Zeilleri* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 21: Medianes Leitbündel in der Spreite einer sterilen Schuppe aus einem Samenschuppenkomplex, kurz oberhalb des Austritts aus der Achse quergeschnitten (n. S. 5056). — 500/1.

Abb. 22: Medianes Leitbündel in der Spreite einer sterilen Schuppe aus einem Samenschuppenkomplex, etwa in der mittleren Zone quergeschnitten (n. S. 3446 F 2). — 500/1.

---





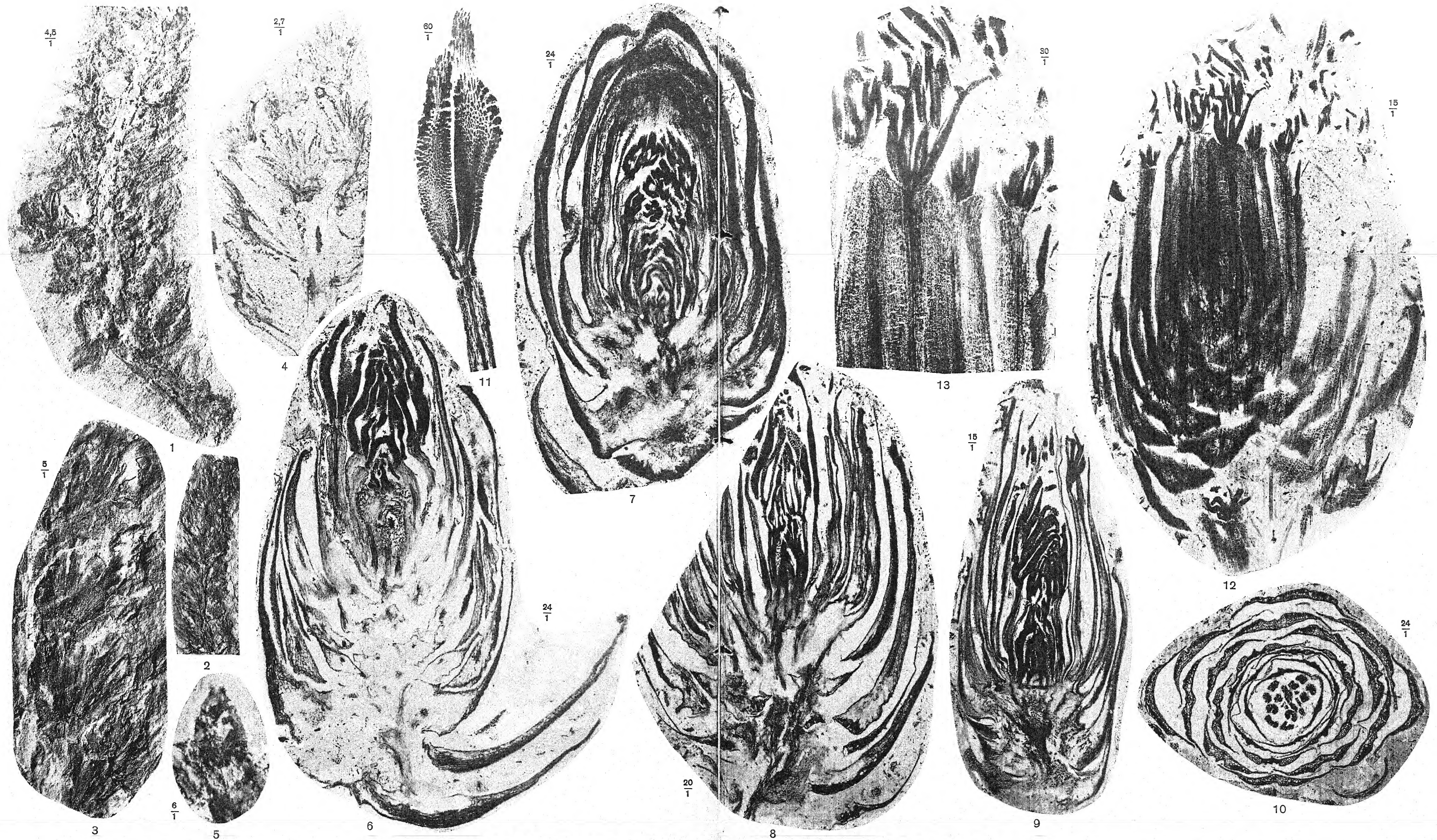


Abb. 1—3: *Lebachia hypnoides* (BRONGN.) FLORIN ♀; Abb. 4: *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* FLORIN;  
 Abb. 5: *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* FLORIN; Abb. 6—11: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT ♂;  
 Abb. 12—13: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT ♂.

R. Florin: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms.



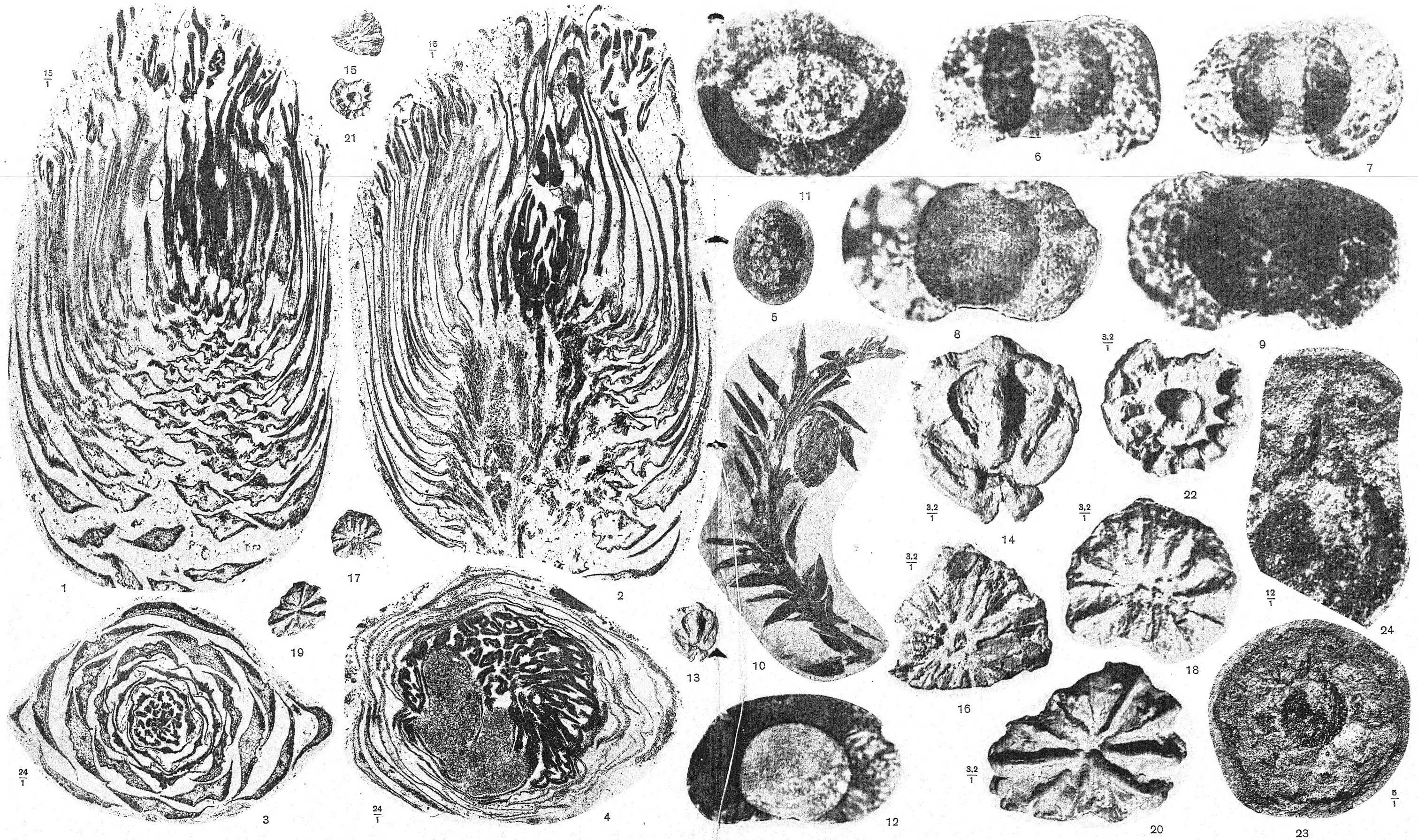


Abb. 1—2: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT ♂; Abb. 3—4: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT ♂;  
 Abb. 5—9: cf. *Uilmannia Bronnii* GOEPP. ♂; Abb. 10: *Uilmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. ♂;  
 Abb. 13—22: *Strobilites Bronnii* (GOEPP.) SOLMS (partim) ♂; Abb. 23—24: *Walchianthus* spec.





Sporangien tragen, während die meisten steril bleiben. POTONIÉ stellte sich endlich vor, daß die sterilen gipfelständigen Blätter bisweilen wie die fertilen tiefgeteilt sein können.

Nach VELENOVSKÝ (1905, p. 748) hatten die männlichen Cordaitenblüten eine äußere Hülle aus schuppenförmigen Hochblättern und enthielten zahlreiche, spiralig angeordnete Staubblätter mit langen Fäden, welche von 2—5-armigen Staubbeuteln abgeschlossen waren.

LOTSY (1909, p. 775) schloß sich der im vorhergehenden referierten Ansicht von SOLMS-LAUBACH an und betrachtete den männlichen Zapfen von *Ginkgo* als mit dem Staubblatt von *Cordaites* homolog! Die männliche Cordaitenblüte ist also nach ihm ein axillärer Zweig, der an seiner Spitze eine Anzahl von zu Sporangien reduzierten Sporophyllen trägt.

SEWARD (1917, p. 269) hat die Deutung RENAULT's akzeptiert, während COULTER u. CHAMBERLAIN (1917, p. 172), GOTHAN (1920, p. 252), HIRMER (1932, p. 136, Note), CHAMBERLAIN (1935, p. 178) und von WETTSTEIN (1935, p. 495) sich im wesentlichen der Ansicht von H. POTONIÉ angeschlossen haben. COULTER u. CHAMBERLAIN schreiben: „It is evident that this strobilus is to be interpreted as a mixture of sterile and fertile microsporophylls. ... the staminate strobilus of the *Cordaitales* is a simple one, and ... the stamen stalk is a filament. The suggestion that each stamen is a „flower“, and that therefore the stamen stalk is a branch (pedicel), is an attempt to interpret this strobilus by the staminate strobilus of *Gnetales* or by certain types of angiosperm inflorescence, an attempt which singularly disregards the sequence of evolution.“

SCOTT (1923, p. 312; vgl. auch 1924 b, p. 111) führt nach einer Diskussion über die von RENAULT und SOLMS-LAUBACH geäußerten Ansichten folgendes an: „The stamiferous flowers... are very different from anything known to us, either in the *Cycadaceae* or the true *Coniferae*. A comparison, though in either case a remote one, is possible with the *Gnetaceae* (*Gnetum* or *Ephedra*), on the one hand, or with *Ginkgo*, on the other. On the former alternative, we should have to regard the stalked tuft of pollen-sacs as representing an axis, bearing sessile anthers; on the latter, we should interpret it as a single sporophyll, with terminal microsporangia. The latter view is the simpler, and the analogy with *Ginkgo*, in many respects a primitive type, is more valuable than that with the highly specialized *Gnetaceae*. On any view, however, the organization of the male flower of *Cordaites* is quite peculiar and unlike that in other Gymnosperms, and even if it stood alone would serve to mark them as a distinct Order.“

Nach ZIMMERMANN (1930, p. 286), dessen Auffassung am meisten mit derjenigen POTONIÉ's übereinstimmt, treten besonders am oberen Ende der Zapfchenachse anstelle von Hüllschuppen einige mit Schuppen untermischte, gestielte, mehrfach verzweigte, auch in seinen Teilen radiäre Sporangienstände mit terminalen Sporangiengruppen auf. Nach ihm entspricht der Bau einer solchen Sporangiengruppe völlig dem Urtyp der Sporangienstände bei den Psilophyten und *Primojilices*.

Aus der gegebenen Literaturübersicht geht hervor, daß es im wesentlichen drei Deutungen der männlichen Reproduktionsorgane der Cordaiten gibt:

1. Zusammengesetzte Blütenstände mit blattachselständigen einfachen Teilblütenständen oder Zapfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten Schuppenblättern und ähnlich angeordneten Blüten bestehend, welche entweder zu 2—3 gruppiert ausschließlich dem Achsenscheitel angehören oder daneben mit den Schuppenblättern untermischt der ganzen Achse entlang isoliert und achselständig auftreten. Blüten nur aus einigen Staubblättern zusammengesetzt, die aus einem modifizierten Schuppenblatt, einem Staubfaden, und 3—4 Staubbeuteln bestehen. (RENAULT, SCHENK 1884 und SEWARD.)
2. Zusammengesetzte Blütenstände mit blattachselständigen Teilblütenständen oder Zapfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten Schuppenblättern und ähnlich angeordneten Blüten bestehend, welche entweder zu 1—2 dem Achsenscheitel angehören oder außerdem mit den Schuppenblättern untermischt der ganzen Achse entlang isoliert und achselständig auftreten. Blüten nur aus einem Blütenstiel und etwa 5—6 Pollenbehältern bestehend. (SOLMS-LAUBACH, SCHENK 1888 und LOTSY.)
3. Einfache Blütenstände mit blattachselständigen Blüten oder Zapfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten sterilen Schuppenblättern und wahrscheinlich übereinstimmend angeordneten, entweder auf den Achsenscheitel beschränkten oder der ganzen Blütenachse entlang auftretenden Staubblättern, Mikrosporophyllen oder Sporangienständen bestehend, die meist je 6 terminale Pollensäcke tragen. (DE SAPORTA u. MARION, H. POTONIÉ, COULTER u. CHAMBERLAIN, CHAMBERLAIN, VON WETTSTEIN, SCOTT und ZIMMERMANN.)

In zwei kleineren Arbeiten (FLORIN 1936 b, p. 629, und 1939, p. 550) habe ich mich bereits kurz über die Morphologie der männlichen Cordaitenzapfchen geäußert, worauf hier hingewiesen sein mag. Im Anschluß daran hat DARRAH [1939, p. 203, und 1940, p. (3)] denselben Gegenstand behandelt. An Hand von echt versteinertem Material aus dem Pennsylvanian (Des Moines-Serie) von Iowa in den Vereinigten Staaten, das geologisch also etwas älter ist als das französische, hat dieser Autor

eine auf weiblichen und männlichen Zäpfchen gegründete Art, *Cordaianthus Shuleri* DARRAH aufgestellt<sup>17)</sup>. Die männlichen Zäpfchen oder Strobili sind blattachselständig und tragen ein oder mehrere, im Querschnitt abgeflachte Mikrosporophylle, die in je 6 terminale, aufrechte Mikrosporangien oder Pollensäcke ausgehen. Die Zäpfchen scheinen spiralig um ihre Mutterachse angeordnet und allseits, also nicht zweizeilig gerichtet zu sein. DARRAH glaubt, daß *C. Shuleri* im Gegensatz zu dem entsprechenden französischen Material zu Stämmen vom *Mesoxylon*-Bau gehört hat.

Meine eigene Untersuchung umfaßt zwei der von RENAULT aus Frankreich — Grand-Croix bei Saint-Étienne (Dép. Loire) — beschriebenen mittelstephanischen Arten, nämlich *Cordaianthus Penjoni* und *C. Saportanus*. Von *C. Shuleri* ♀ stehen mir zwar, dank dem Entgegenkommen des Herrn W.-C. DARRAH (Cambridge, Mass., USA.), einige „Peel“-Präparate zur Verfügung, aber sie sind in diesem Zusammenhang nicht von Bedeutung.

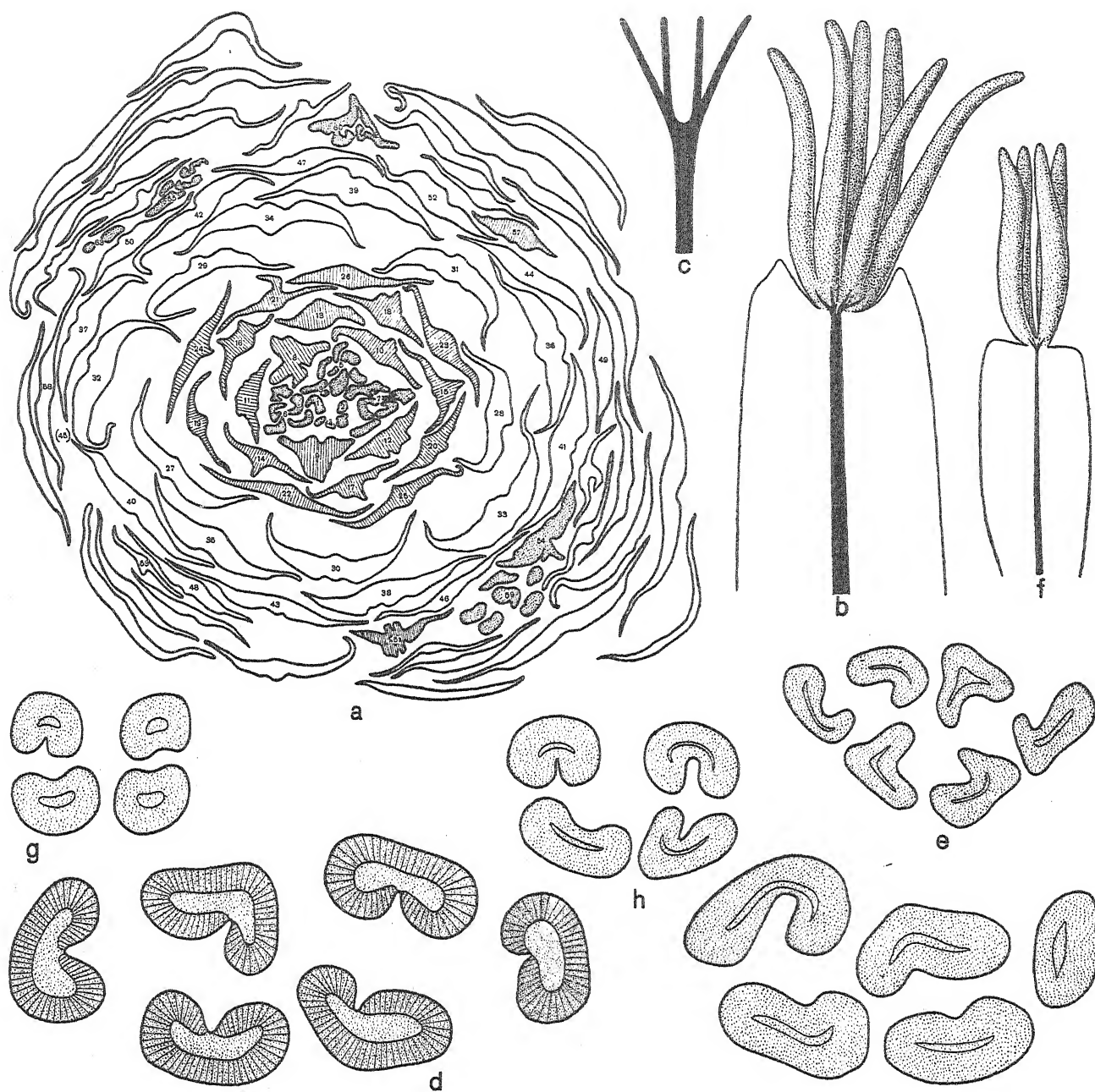
Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 2 und 1, Taf. CLXIX/CLXX, zeigen drei aufeinanderfolgende Längsschliffe durch ein ca. 11 mm langes und 6,5 mm dickes männliches Zäpfchen (Mikrosporangenschuppenkomplex) von *Cordaianthus Penjoni*. Die etwa 6 mm lange und 2 mm dicke, mit weitem Mark versehene Achse weist radiäre Organverteilung auf und trägt viele lineal-lanzettliche, ungestielte, meist 0,8–1,5 mm breite, beiderseits stumpf gekielte, aber distalwärts zunächst allmählich stärker abgeflachte, also bifaziale, einaderige Schuppen, die dicht gestellt sind und einander übergreifen. Sie sind ferner am Grunde meist abstehend bis fast gespreizt, richten sich aber schnell aufwärts und biegen sich im apikalen Teil des Zäpfchens sogar etwas einwärts um den Achselscheitel herum. Die am Scheitel selbst stehenden sind von Anfang an aufrecht. Zahlreiche solche abgeflachten Schuppen sind fertil und tragen je einen endständigen Büschel von aufrechten Mikrosporangien<sup>18)</sup>. Während die sterilen einfachspitzig und spitz oder stumpf sein dürften, ist die Spreite der Mikrosporangenschuppen an der Spitze gestutzt und sogar ausgerandet. Sie verschmälert sich dort plötzlich und geht in die Basis des Sporangienbüschels über. Dieser Büschel setzt sich aus meist 6 ungestielten, schmal-zylindrischen, am Grunde aneinandergefüigten Mikrosporangien zusammen, die bis etwa 1,3 mm lang sind. Abb. 13, Taf. CLXVII/CLXVIII, zeigt drei Mikrosporangenschuppen mit ihren terminalen Sporangienbüscheln bei 30-facher Vergrößerung, Abb. 10, Taf. CLXXI/CLXXII, eine vierte solche Schuppe etwas weniger stark vergrößert. Die einzelnen Sporangien entfernen sich zunächst meist schwach bogenförmig voneinander in der Basalregion, richten sich dann auf und biegen sich im apikalen Teil etwas auswärts. Die mediane Ader teilt sich wiederholt im distalen verdickten Teil der Schuppenspreite und sendet einen kurzen Zweig in jede der Mikrosporangienbasen (vgl. Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII). Textabb. 38 b veranschaulicht schematisch die Morphologie der Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von *Cordaianthus Penjoni* in Fazialansicht. Textabb. 38 c zeigt ein in dieser Ansicht dargestelltes Schema der Adergabelungen in der Distalpartie einer derartigen Schuppe, wozu zu bemerken ist, daß die inneren Gabelzweige in Wirklichkeit je einem Paar entsprechen (vgl. Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII). Textabb. 38 d und e (siehe auch Abb. 7–8, Taf. CLXXI/CLXXII) stellen zwei querschnittene Sporangienbüschel dar. Jene zeigt die typische Orientierung und Anordnung der Sporangien in zwei Dreiergruppen, diese eine anomale Orientierung derselben (vgl. unten). Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 d geben über die Öffnungsweise der mit einem kräftigen Exothecium versehenen Mikrosporangien Auskunft. An der gegen das Zentrum jeder Dreiergruppe gewendeten Seite des einzelnen Sporangiums ist oberhalb seiner basalen Region die Exotheciumschicht in der Medianlinie unterbrochen. Hier riß bei der Reife das Sporangium auf und entleerte die Mikrosporen.

Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 1–2, Taf. CLXIX/CLXX, zeigen Verteilung und Anordnung der Mikrosporangenschuppen genauer als die Zeichnungen von RENAULT (1879, Taf. 16, Abb. 12–15). Nach RENAULT sollten einzelne vermeintlich achselständige Mikrosporangenschuppen in der Nähe der Peripherie des Zäpfchens und daneben einige nicht-achselständige um den Achselscheitel herum gedrängt stehen, im letzteren Falle ohne Untermischung mit sterilen Schuppen. Die meisten Seitenorgane der Achse würden nach ihm sterile Schuppen darstellen. Die neuen Schliffe muß man so deuten, daß bei dieser Art die Mehrzahl der Schuppen tatsächlich Mikrosporangien getragen und die sterilen Schuppen hauptsächlich der basalen Region des Zäpfchens angehört haben. Auch unter ihnen sind aber, wie RENAULT gefunden hat, einzelne Mikrosporangenschuppen vorhanden gewesen (vgl. Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, unten). Die von RENAULT (loc. cit.) in Abb. 12, Taf. 16, veröffentlichte Zeichnung eines Querschnitts durch einen Mikrosporangenschuppenkomplex von *Cordaianthus Penjoni* ist — wahrscheinlich weil sie zu ungenau ausgeführt wurde — für eine Analyse der Stellungsverhältnisse der Schuppen

<sup>17)</sup> Meines Erachtens hätten die weiblichen und männlichen Organe zweckmäßig verschiedene Speciesnamen erhalten. Auf diese und andere nomenklatorische Fragen in bezug auf die Cordaiten hoffe ich in einer späteren Arbeit eingehen zu können.

<sup>18)</sup> Die hier festgestellte Gestalt der Mikrosporangenschuppen von *Cordaianthus* zeigt auch ein Schliff in der Sammlung RENAULT's (Mus. Nat. d'Hist. Natur., Paris), der mit der Bezeichnung „B 165 (189) c 17“ versehen ist. Abb. 14, Taf. 16, in der Arbeit von RENAULT (1879) stellt demnach mediane Längsschnitte durch Mikrosporangenschuppen dar.

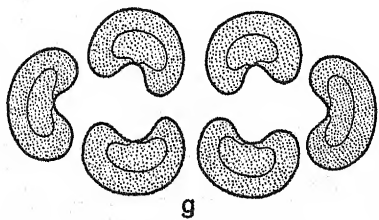
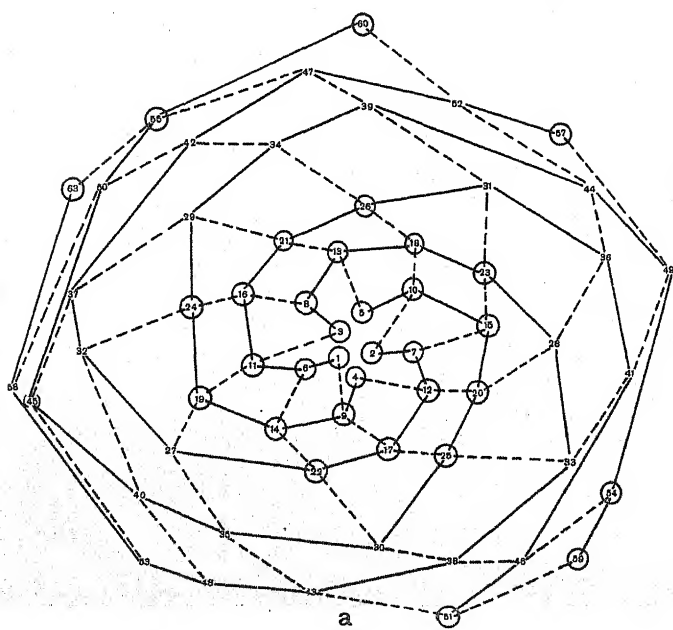
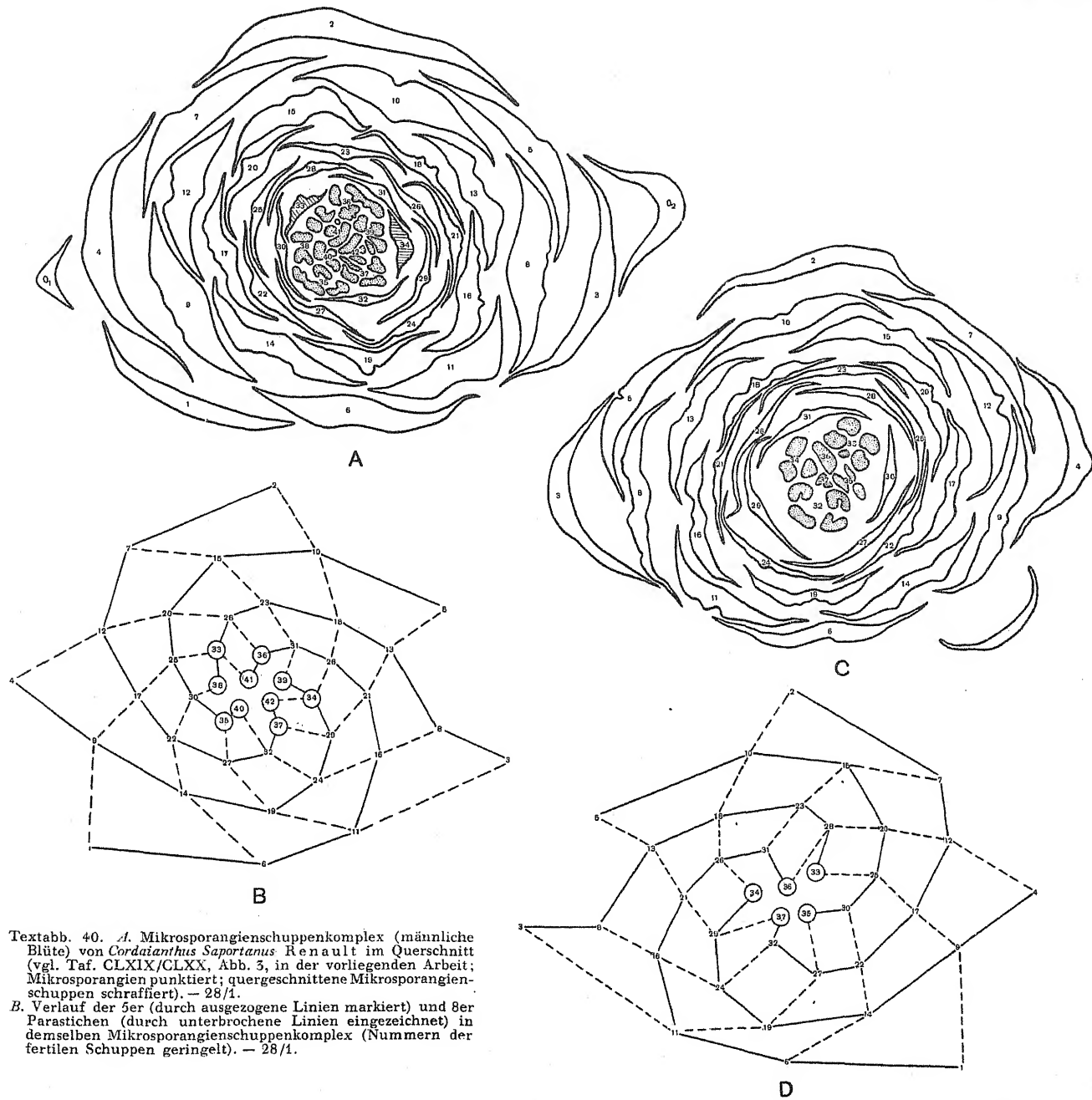




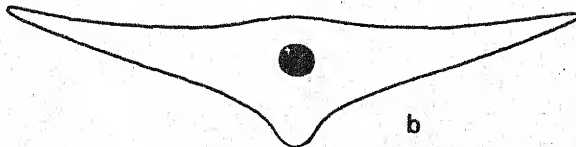
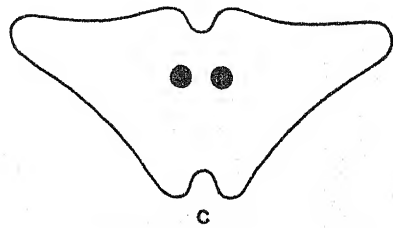
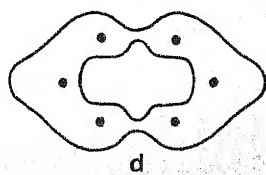
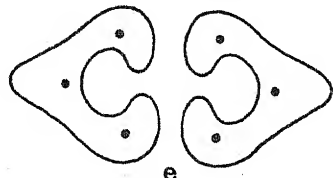
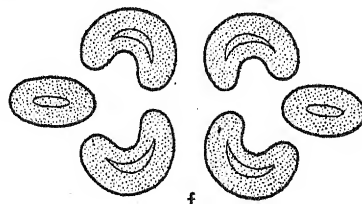
Textabb. 38. *a-e*. Mikrosporangien-schuppenkomplex von *Cordaitanthus Penjani* Renault. (Mikrosporangien punktiert.) *a*. Mikrosporangien-schuppenkomplex im Querschnitt (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 1-2, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien-schuppen (Mikrosporophylle) schraffiert). Die sterilen und fertilen Schuppen bzw. die zu diesen gehörenden Mikrosporangienbüschel sind von innen nach außen nach der Grundspirale nummeriert; die peripherischen Schuppen wurden dabei unberücksichtigt gelassen (vgl. den Text). — 28,5/1. *b*. Distalpartie einer Mikrosporangien-schuppe mit terminalem, aufrechten Sporangienbüschel (vgl. Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 13, in der vorliegenden Arbeit). — 38/1. *c*. Schema der in Fazialansicht hervortretenden Adergabelungen im distalen Teil des Mikrosporophylls (vgl. Textabb. 39 *c-e*). *d*. Mikrosporangienbüschel mit sechs Sporangien, im apikalen Teil querschnitt, die Ausbildung des Exotheciums zeigend (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 7). — 100/1. *e*. Querschnitt von einem Mikrosporangienbüschel in dessen basaler Region, anomale Anordnung und Orientierung der Sporangien zeigend (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 8; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet).

*f-i*. Mikrosporangien-schuppe (Mikrosporophyll) und Mikrosporangienbüschel von *Cordaitanthus Saportanus* Renault (Mikrosporangien punktiert). *f*. Mikrosporangien-schuppe mit terminalem, aufrechten Sporangienbüschel (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 12-15). — 38/1. *g-h*. Querschnitte von viergliedrigen Mikrosporangienbüscheln in ihrer basalen Region (vgl. Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 17, Taf. CLXXI/CLXXII; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet). — 100/1. *i*. Querschnitt eines Mikrosporangienbüschels in seiner basalen Region, mit fünf Sporangien (vgl. Florin 1936b, Taf. V, Abb. 1; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet). — 100/1.





c. Derselbe Mikrosporangien-schuppenkomplex in einem höher hinauf geführten Querschnitt (vgl. Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 10, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien punktiert). — 28/1.  
 d. Verlauf der 5er (durch ausgezogene Linien markiert) und 8er Parastichen (durch unterbrochene Linien eingezeichnet) in demselben Mikrosporangien-schuppenkomplex (Nummern der fertilen Schuppen geringelt). — 28/1.



Textabb. 39. a. Verlauf der 5er (durch ausgezogene Linien markiert) und 8er Parastichen (durch unterbrochene Linien eingezeichnet) in dem in Textabb. 38a dargestellten Mikrosporangien-schuppenkomplex von *Cordaianthus Perjoni* Renault (unter Ausschluss der peripheren Schuppen; Mikrosporangien-schuppen durch Ringel markiert) (vgl. Abb. 1-2, Taf. CLXXI/CLXXII, in der vorliegenden Arbeit). — 28/1.  
 b-g. Wiederherstellung einer Querschnittserie durch die distale Partie einer Mikrosporangien-schuppe von *Cordaianthus Perjoni* Renault (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38a). — 90/1. h. Mittlerer unverzweigter, blattartig abgeflachter und einaderiger Teil der Mikrosporangien-schuppe. c. Distaler unverzweigter, verdickter Teil derselben mit isotomer Adergabelung. d. Basis des Mikrosporangienbüschels; jede der beiden Gabeladern in c hat sich in drei geteilt. (Die Ausrandung an der Spitze der ungeteilten Partie der Mikrosporangien-schuppe wurde der Übersichtlichkeit halber nicht berücksichtigt.) e. Die erste Gabelung der Schuppe selbst hat unmittelbar oberhalb Schnitt d stattgefunden. f. Die beiden Hälften des Mikrosporangienbüschels in e haben sich in je drei Mikrosporangien aufgelöst. g. Endgültige Orientierung der sechs Mikrosporangien. Mikrosporangien punktiert.



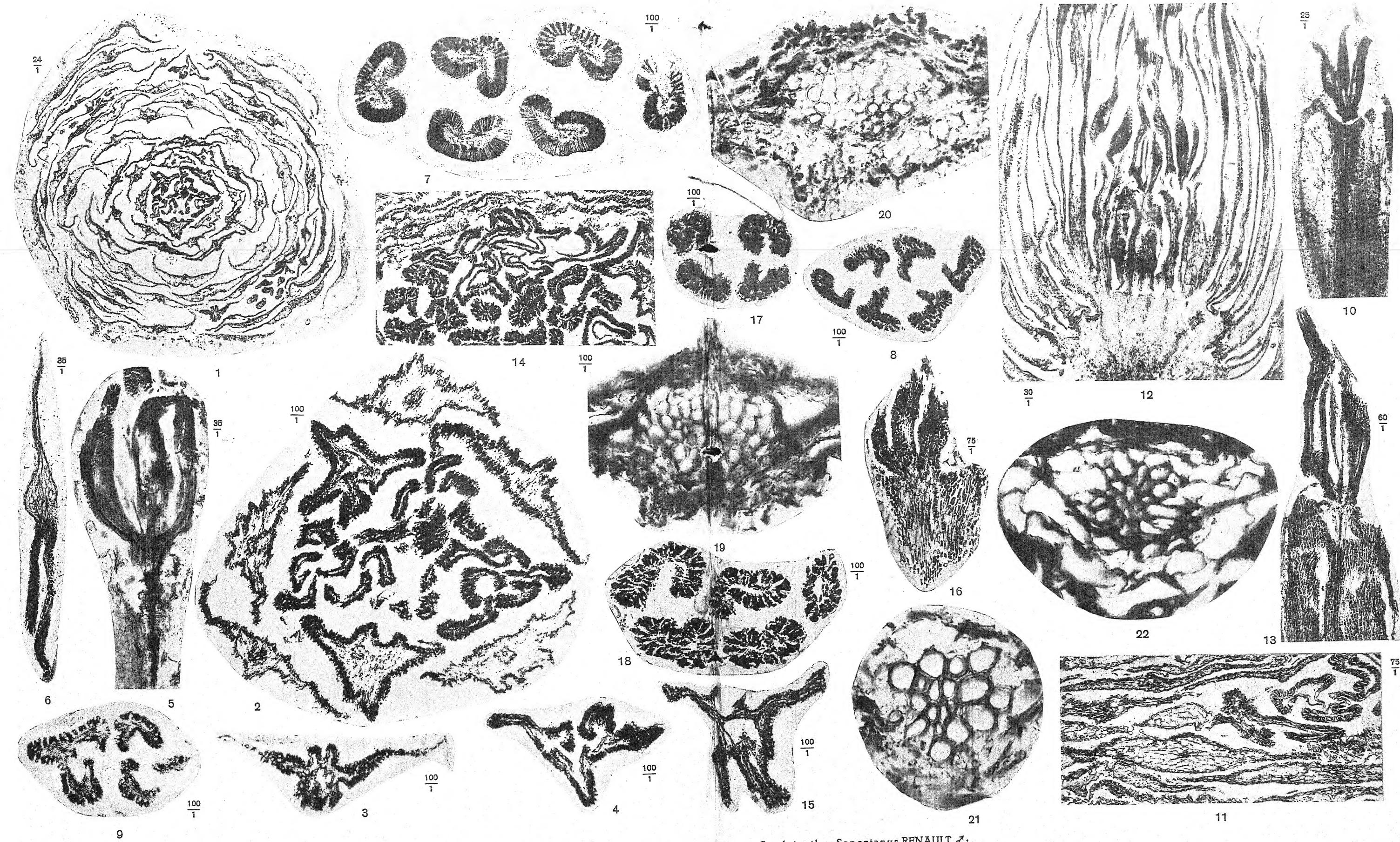


Abb. 1—11: Cordaianthus Penjoni RENAULT ♂; Abb. 12—20: Cordaianthus Saportanus RENAULT ♂;  
Abb. 21—22: Cordaianthus Zeilleri RENAULT ♀.